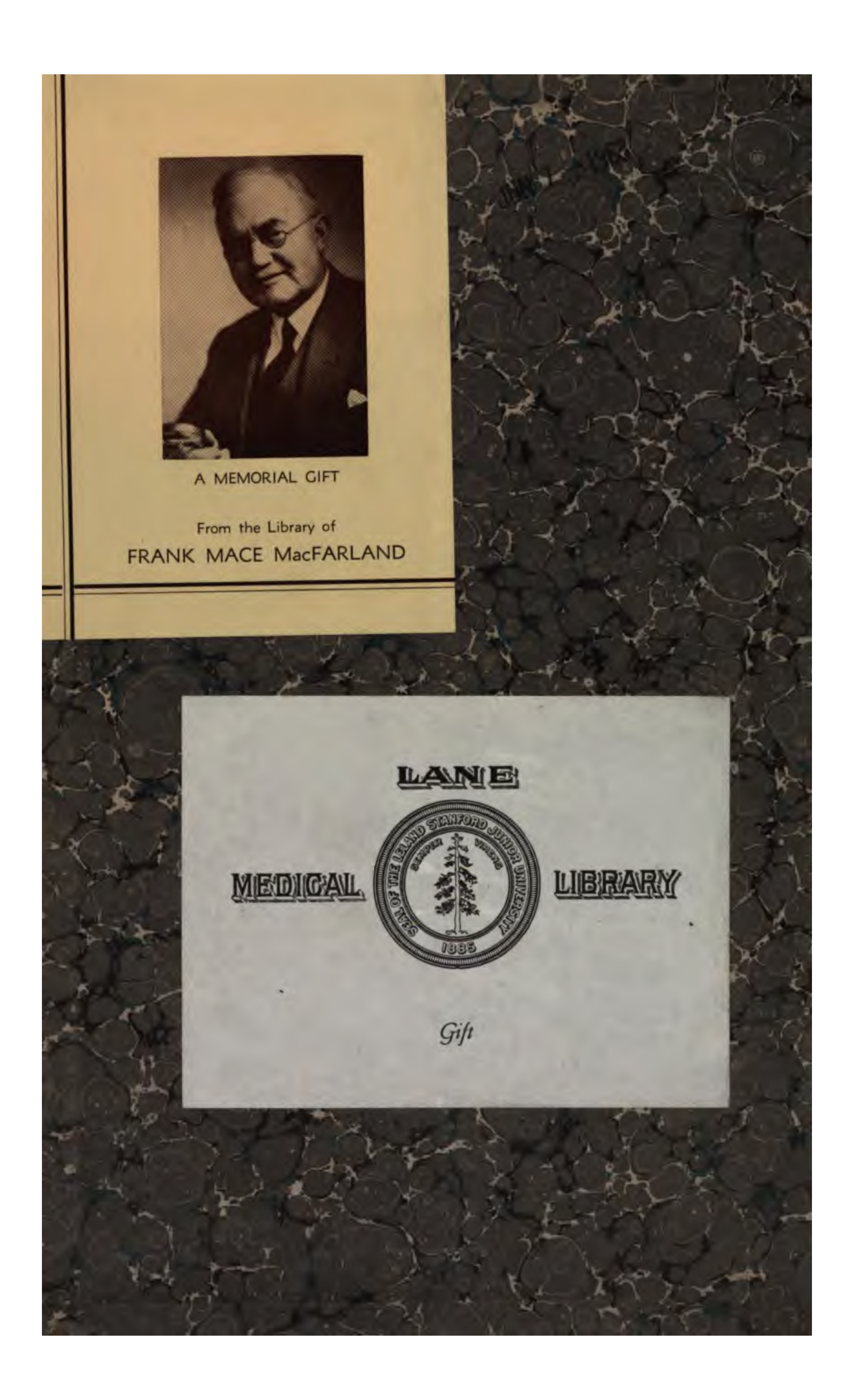

LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD
DS81 .B80 1 STOR
Zellen-Studien / von Dr. Theodor Boveri.
24503445995
DS81
B80
v. 1-3
1887-90



A MEMORIAL GIFT
From the Library of
FRANK MACE MacFARLAND
LANE
MEDICAL
LIBRARY
SEAL OF THE LELAND STANFORD JUNIOR UNIVERSITY
1885
Gift





Zellen-Studien

von

Dr. Theodor Boveri.

Heft 1.

Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides.

Mit 4 lithographischen Tafeln.

(Aus dem zoologischen Institut zu München).

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1887.

Einige Untersuchungen über die tierische Zelle, speziell den Zellkern und dessen Teilung, mit denen ich seit zwei Jahren beschäftigt bin, gedenke ich nebst den allgemeinen Betrachtungen, die sich mir dabei aufgedrängt haben, unter dem gemeinsamen Titel „Zellen-Studien" der Öffentlichkeit zu übergeben.

Das Feld, auf dem sich diese Arbeiten bewegen, ist trotz der bewunderungswürdigen Leistungen und der großartigen Errungenschaften des letzten Jahrzehntes noch immer ein unabsehbares, und zwar nach zwei Seiten: in die Breite und in die Tiefe. Unbekannte Objekte erforschen, bekannte mit besseren Hilfsmitteln und erweiterter Fragestellung untersuchen — diese beiden Wege werden Neues zu Tage fördern. Dazu kommt noch ein dritter Pfad, der vor allen anderen Erfolg verspricht, — das Experiment.

Alle Untersuchungen der letzten Jahre an tierischen und pflanzlichen Zellen, mit Ausnahme derer CARNOY's, weisen mit Entschiedenheit darauf hin, daß das Wesentliche der karyokinetischen Teilung in der Spaltung der chromatischen Elemente in zwei Hälften, von denen jede einem andern der beiden zu bildenden Tochterkerne zu teil wird, gesehen werden muß. Wie weit dieser Satz gültig ist, und unter welchen Variationen der Vorgang im einzelnen Falle verläuft, wie es mit der Form und Zahl der Elemente sich verhält, wie diese sich bilden, sich teilen und im Tochterkern auflösen, wie sie sich gruppieren und bewegen, das festzustellen wird Sache ausgedehnter vergleichender Untersuchungen sein. Nur auf solche Weise können wir zu einem allgemeinen Teilungsschema und zu einer gemeinsamen Terminologie gelangen,

die, wie sich jetzt schon ermessen läßt, von derjenigen FLEMMING's verschieden sein wird[1]).

Vor allem sind es die Wirbellosen, denen wir heutzutage unsere Aufmerksamkeit zuwenden müssen. Es sind zwar auf diesem Gebiete, ganz abgesehen von den ersten denkwürdigen Arbeiten BÜTSCHLI's, SCHNEIDER's, O. HERTWIG's u. a., beträchtliche Anfänge gemacht; PLATNER und in hervorragender Weise VAN BENEDEN haben unsere Kenntnisse wesentlich bereichert, und die ausgedehnten Untersuchungen CARNOY's erstrecken sich ja ausschließlich auf Zellen der Wirbellosen. Allein so wertvoll die Forschungen des letztgenannten Autors auch infolge des reichen Materials, das sie behandeln, sein mögen, so vermissen wir in denselben doch jene Sorgfalt und minutiöse Genauigkeit, welche bis jetzt fast nur den Zellen des Salamanders zu teil geworden sind und diesem Objekt, trotzdem der Verlauf der Teilung hier offenbar verwickelter ist als in vielen anderen Fällen, noch immer den Anspruch bewahren, den Typus der Karyokinese zu repräsentieren.

In Sonderheit ist es die Bildung, Konstitution und Bewegung der achromatischen Figur, und im Anschluß daran die fast noch völlig in Dunkel gehüllte Mechanik der Teilung, worüber wir bei den Wirbellosen die Aufklärung suchen müssen, welche die im übrigen so günstigen Amphibienzellen, wie es scheint, nur in sehr beschränktem Maße gewähren können. Gerade hier werden am fruchtbarsten die experimentellen Untersuchungen eingreifen, wie sie in neuester Zeit von den Brüdern HERTWIG[2]) so erfolgreich begonnen worden sind.

Es ist ein Zufall, daß meine Untersuchungsobjekte zum Teil mit denjenigen CARNOY's identisch sind. Kurz nachdem ich an den Hodenzellen von Astacus meine Studien begonnen hatte, erschien das CARNOY'sche Werk: La cytodiérèse chez les arthropodes[3]), und während ich die Ascarideneier untersuchte, folgten seine beiden Arbeiten: La cytodiérèse de l'oeuf[4]), von denen sich

---

1) Meiner Meinung nach sind die FLEMMING'schen Bezeichnungen schon für die von ihm neuerdings beschriebene „heterotypische Teilung" nicht mehr zutreffend.

2) O. u. R. HERTWIG, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluſs äuſserer Agentien. Jena 1887.

3) La Cellule, tom. I, fasc. 2.

4) La Cellule, tom. II, fasc. 1, und tom. III, fasc. 1.

die erste mit Ascaris megalocephala, die zweite mit einer Reihe anderer Nematoden beschäftigt.

Dieses Zusammentreffen war sowohl mir selbst von Wert, als es auch für den Fortschritt unserer theoretischen Erkenntnis der Karyokinese nicht ohne Bedeutung sein dürfte. Die genannten Arbeiten CARNOY's besitzen ja alle drei einen sehr revolutionären Charakter, der in dem Satze: „Les phénomènes de la caryocinèse sont variables; aucun d'eux n'est essentiel" kaum scharf genug zum Ausdruck gelangt. CARNOY's Resultate widersprechen allen als konstant betrachteten Erscheinungen und scheinen die durch eine Reihe der vorzüglichsten Untersuchungen mühsam erworbene Einsicht in das Wesen der karyokinetischen Prozesse mit einem Schlage illusorisch zu machen. Eine Nachprüfung seiner Befunde mußte früher oder später unternommen werden; sie wird zum Teil durch meine Arbeiten geliefert. Indem ich für einige der CARNOY'schen Objekte den Nachweis führen werde, daß seine Angaben irrtümlich sind, daß gerade seine extremsten Fälle sich völlig unter das Schema der Karyokinese einreihen lassen, wird nicht nur ein Teil der Hindernisse, welche seine Untersuchungen einer einheitlichen Auffassung in den Weg legen, beseitigt, sondern wir lernen dabei auch die Gründe, durch die er zu seinen Anschauungen geführt worden ist, so weit kennen, um auch für andere seiner Objekte einen Irrtum als höchst wahrscheinlich nachweisen zu können.

Befestigt sich auf solche Weise auch immer mehr die Überzeugung einer die ganze organische Welt umfassenden Gleichartigkeit der karyokinetischen Erscheinungen, so dürfen wir doch die Möglichkeit selbst fundamentaler Abweichungen von dem, was wir jetzt kennen, nicht aus den Augen verlieren. Zwar nicht Regellosigkeit haben wir nach den bisherigen Erfahrungen zu erwarten, wohl aber könnten wir bei gewissen Zellenarten auf Eigentümlichkeiten stoßen, die für diese ebenso wesentlich und gesetzmäßig wären, wie für andere der uns bekannte Teilungsmodus. Gerade solche spezifische Merkmale bestimmter Zellenarten aber wären imstande, über die Bedeutung der Teilungsphänomene und der Bestandteile von Zelle und Kern überhaupt Licht zu verbreiten. Erst in allerjüngster Zeit hat WEISMANN [1]) in seiner ideenreichen Schrift über die Bedeutung der Richtungskörper, von

1) WEISMANN, Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.

theoretischen Erwägungen geleitet, ganz kategorisch einen von der gewöhnlichen Mitose abweichenden Teilungsmodus, eine sog. „Reduktionsteilung" postuliert, bei der die Hälfte der ungeteilten Kernelemente in den einen, die andere Hälfte in den anderen Tochterkern übergehen soll. Auf solche Punkte müssen spezielle Untersuchungen gerichtet werden; in erster Linie dürfen wir von einer Prüfung der Geschlechtszellen Ausbeute erwarten.

Die Anregung, mich auf das Gebiet der Zellenlehre zu begeben, verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Richard Hertwig, der mir die karyokinetischen Figuren, die er in den Hodenzellen von Astacus beobachtet hatte, als ein interessantes Objekt zur Bearbeitung empfahl, indem ihm dieselben Anknüpfungspunkte an die Teilungserscheinungen bei den Protozöen darzubieten schienen. Für die Unterstützung, die mir Herr Professor Hertwig bei meinen Arbeiten in jeder Hinsicht zu teil werden ließ, spreche ich ihm hier meinen herzlichsten Dank aus.

I. Teil.

Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides.

Zur Untersuchung der Eireifung dieser Nematoden wurde ich bestimmt durch die Lektüre der großen Abhandlung VAN BENEDEN's: Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Es ward einerseits der Wunsch in mir rege, die fundamentalen Thatsachen der Befruchtung an dem vorzüglichen und leicht zugänglichen Objekt VAN BENEDEN's mit eigenen Augen zu sehen, andererseits schien mir die Bildung der Richtungskörper, wie sie dieser Forscher geschildert hatte, einer Nachprüfung wert zu sein. Damals noch in der Meinung befangen, die in den karyokinetischen Figuren hervortretenden Liniensysteme entsprächen den „Kraftlinien" zweier einander anziehender Punkte, glaubte ich in einzelnen Bildern der VAN BENEDEN'schen „Pseudokaryokinese" Kraftlinien, wie sie zwischen zwei einander abstoßenden Punkten auftreten, erkennen zu können.

Ich mußte mich lange gedulden, bis ich Ascaris megalocephala erhalten konnte, und so nahm ich einstweilen mit der viel weniger günstigen Ascaris lumbricoides vorlieb. Die Eier dieser Spezies waren mir jedoch insofern von Wert, als sie mich auf den Gedanken brachten, daß der von VAN BENEDEN geschilderte Prozeß der Eireifung auf schlechte Konservierung oder pathologische Veränderungen der Eier zurückzuführen sei, eine Vermutung, die sich in der Folge als richtig erwiesen hat.

A. Ascaris megalocephala.

Meine im folgenden zu beschreibende Untersuchung der Richtungskörperbildung bei den Eiern von Ascaris megalocephala ist die sechste Arbeit, die über diesen Gegenstand veröffentlicht wird. In den Jahren 1883 und 84 erschienen fast gleichzeitig drei Abhandlungen, in denen die Eireifung des Pferdespulwurms be-

handelt wird, nämlich: „Das Ei und seine Befruchtung" von ANTON SCHNEIDER [1]), „Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung" von M. NUSSBAUM [2]) und das oben erwähnte Buch VAN BENEDEN's [3]). Dann kam NUSSBAUM [4]) in seiner ersten Mitteilung über die Teilbarkeit der lebendigen Materie auf den Gegenstand zurück, um gegenüber der Darstellung VAN BENEDEN's seine früher gegebene neu zu bekräftigen. Endlich widmete CARNOY [5]) seine Arbeit: „La cytodiérèse de l'oeuf" ausschließlich dem in Rede stehenden Vorgang.

Ein flüchtiges Betrachten schon der Abbildungen, welche diesen fünf Abhandlungen beigegeben sind, lehrt, wie bedeutend die Differenzen zwischen den vier Beobachtern sind, wie kaum eine Figur des einen Autors mit einer der drei anderen identisch ist. Trotzdem können wir die fünf Untersuchungen nach ihren Resultaten in zwei Gruppen sondern, drei, welche den Vorgang als eine karyokinetische Zellteilung darstellen: es sind dies die Arbeiten von SCHNEIDER und NUSSBAUM, die anderen, welche ihm wesentliche Abweichungen vom Schema der indirekten Zellteilung zuerkennen, sei es nun, daß dem Prozeß mit VAN BENEDEN eine völlig andere Bedeutung zugeschrieben wird, sei es, daß er mit CARNOY nur als eine besondere Art der karyokinetischen Teilung betrachtet wird, für welche ja nach diesem Autor kein einziger Punkt konstant ist.

Ohne Zweifel müssen wir bei einer Kritik der einzelnen Untersuchungen auf dieses Moment Gewicht legen. Wenn ein neu beschriebener Vorgang in einen bewußten Gegensatz zu bekannten homologen Erscheinungen gestellt wird, so haben wir viel höhere Anforderungen an Ausführlichkeit und Lückenlosigkeit zu stellen als in einem Falle, wo das Resultat an schon Bekanntes angeschlossen, als damit im wesentlichen übereinstimmend erfunden wird.

Keine einzige der genannten Arbeiten giebt eine ganz kontinuierliche Serie von Bildern, aus welcher der behauptete Entwicklungsgang klar zu ersehen wäre, auch die Abhandlungen VAN BENEDEN's und CARNOY's nicht, obgleich dieselben mit einem Detail und einem Reichtum an Abbildungen ausgestattet sind, wie wenig andere Werke der Zellen-Litteratur.

Wenn ich nun im voraus in kurzen Worten andeuten soll,

1) Breslau 1883.
2) Archiv für mikroskop. Anatomie. Band 23, 1884.
3) Archives de Biologie, IV.
4) Archiv für mikroskop. Anatomie. Band 26, 1886.
5) La Cellule, t. II, fasc. 1.

wie nach meinen Beobachtungen die Resultate meiner Vorgänger sich gegeneinander stellen, so habe ich zunächst zu berichten, daß der Spulwurm des Pferdes zweierlei Arten von Eiern[1]) hervorbringt; jedoch enthält nicht ein einziges Individuum durcheinander beide Arten, sondern in einem jeden finden sich nur Eier von gleicher Struktur. Es wäre möglich, wie ich schon in einem Vortrag[2]) über unseren Gegenstand erwähnt habe, daß den Eiern entsprechend auch der Wurm selbst in zwei verschiedenen Varietäten vorkäme. Es war mir jedoch noch immer nicht möglich, diese Frage zu entscheiden. Nur eine einzige Beobachtung kann ich anführen, welche gegen die erwähnte Vermutung spricht. Als ich zu Anfang meiner Untersuchungen stets Eier der gleichen Art zu Gesicht bekam, fiel mir einmal ein noch unbefruchtetes Ei auf, welches sich vor allen anderen Eiern des gleichen Individuums durch einen ungewöhnlichen Reichtum an Chromatin auszeichnete. Ich habe dieses Ei damals als Abnormität gezeichnet und später, als mir auch die andere Art vorlag, gefunden, daß dasselbe sowohl in der Menge als auch in der Anordnung des Chromatins mit diesen Eiern vollkommen übereinstimmte.

Die eine der beiden Arten hat nur van Beneden vor Augen gehabt, allen übrigen Arbeiten liegt die andere zu Grunde.

Hieraus ist der besonders auffallende Gegensatz zu erklären, in welchem die Abbildungen van Beneden's zu denen der drei anderen Autoren stehen.

Weiterhin ist darauf aufmerksam zu machen, daß die Eier von Ascaris megalocephala infolge ihrer außerordentlich dicken und resistenten Eihüllen der Konservierung große Schwierigkeiten in den Weg stellen. Die Angaben, daß sich dieselben in Alkohol und verdünnten Säuren längere Zeit weiter entwickeln, sind ja bekannt. Allerdings ist hervorzuheben, daß in dieser Hinsicht sehr beträchtliche individuelle Verschiedenheiten obwalten; die Eier mancher Individuen werden in unseren Reagentien sehr rasch abgetötet, während andere darin lange Zeit lebend bleiben. In diesem letzteren Fall ist es klar, daß die Konservierungsflüssigkeit nur äußerst langsam die Hüllen durchdringt, daß also zunächst nur minimale Quantitäten derselben mit dem Ei in Berührung kommen, welche dasselbe nicht sofort töten, sondern zu krankhaften Bewegungen veranlassen. Als solche pathologisch ver-

---

1) Und dementsprechend auch zweierlei Spermatozöen.

2) Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München, 1887, B. III, H. 2.

änderte Figuren sind viele der von NUSSBAUM, VAN BENEDEN und CARNOY abgebildeten anzusprechen, was von mir schon früher[1]) und dann CARNOY gegenüber auch von den Brüdern HERTWIG[2]) hervorgehoben worden ist. Die Mannigfaltigkeit dieser krankhaften Weiterentwicklung ist ein zweiter Grund für die Verschiedenheiten in den Befunden der einzelnen Forscher. Die schwere Durchdringbarkeit der Eihüllen bedingt jedoch noch einen weiteren Übelstand. Die geringe Stärke der anfänglichen Wirkung der Reagentien hat, wenn auch der Tod rasch erfolgt, häufig eine schlechte Konservierung zur Folge, welche, wenn sie nicht als solche erkannt wird, gleichfalls zu Irrtümern Veranlassung geben muß.

Betrachten wir mit Rücksicht auf diese Umstände die einzelnen Arbeiten, so muß diejenige SCHNEIDER's als die korrekteste bezeichnet werden. SCHNEIDER hat zwar, wie bekannt, die Bildung des zweiten Richtungskörpers völlig übersehen, auch sind seine Figuren wohl nicht gut gezeichnet und infolge der schwachen Vergrößerung zum Teil unklar. Allein alle Bilder SCHNEIDER's über die Bildung des ersten Richtungskörpers sind, wenn auch nicht gut konserviert, so doch normal und im wesentlichen richtig gedeutet. SCHNEIDER zweifelt ja auch, wie bereits erwähnt, nicht daran, daß es sich um eine karyokinetische Teilung handelt. Wenn nun in diesem Resultat NUSSBAUM mit ihm übereinstimmt, so geschieht dies doch auf ganz anderer Grundlage. Alle Bilder in NUSSBAUM's erster Arbeit, welche sich auf unseren Gegenstand beziehen, sind mit Ausnahme der Fig. 29 mehr oder weniger krankhaft verändert und falsch gedeutet; Beschreibung und Abbildungen stimmen nicht miteinander überein. Das Gleiche gilt für die Fig. 9 u. 10 der zweiten Abhandlung. NUSSBAUM zeichnet immer das nämliche, für die Entscheidung der Frage, ob Karyokinese oder nicht, unzulängliche Stadium, welches die Tochterelemente an den Enden einer gekrümmten oder schon geteilten Spindel darstellen soll, während die Figuren in Wirklichkeit pathologisch modifizierte Spindeln mit Äquatorialplatte darstellen. Von einer Serie aufeinanderfolgender Stadien bekommen wir nichts zu sehen; eine solche wäre auch im Anschluß an die abgebildeten und in der erwähnten Weise falsch gedeuteten Bilder unmöglich herzustellen. Wenn also NUSSBAUM behauptet, die Bildung der

1) Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München, 1886, B. II, H. 3.

2) l. c.

Richtungskörper bei Ascaris megalocephala sei eine karyokinetische Zellteilung, so ist er uns den Beweis hierfür in beiden Arbeiten schuldig geblieben.

Mit diesen Untersuchungen der beiden deutschen Forscher stehen diejenigen VAN BENEDEN's und CARNOY's in einem fundamentalen Widerspruch, unter sich aber, trotz aller äußerlichen Gegensätze, im Grunde auf dem gleichen Standpunkt. Die Hauptdifferenzen zwischen den beiden belgischen Forschern beruhen auf der Verschiedenheit der untersuchten Objekte. Berücksichtigt man dies, so wüßte ich nicht, wie sich VAN BENEDEN eine schönere Bestätigung seiner Lehre von der Richtungskörperbildung hätte wünschen können als die Arbeit CARNOY's. Beide Forscher suchen den Beweis zu führen, daß die chromatischen Elemente des Keimbläschens sich nicht, wie bei der typischen Karyokinese, teilen, sondern daß dieselben ungeteilt zu zwei seitlichen Gruppen auseinanderweichen, von denen die eine als erster Richtungskörper ausgestoßen wird, die andere im Ei verbleibt, worauf die Wiederholung des gleichen Vorgangs an den zurückgebliebenen Elementen zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führt. Gegen diese prinzipielle Übereinstimmung sind alle Differenzen, so besonders im Verhalten der achromatischen Figur, von untergeordneter Bedeutung.

Obgleich beide Autoren die Richtigkeit des von ihnen aufgestellten Entwicklungsganges für völlig erwiesen halten, so lehrt doch eine aufmerksame Betrachtung ihrer Abbildungen, daß gerade am entscheidenden Punkt, da, wo nachgewiesen werden müßte, daß jede der beiden Tochtergruppen mit einer der beiden auf früheren Stadien in der Äquatorialebene nebeneinander gelegenen Chromatingruppen identisch sei, daß gerade hier eine Lücke besteht, welche auch durch die große Anzahl der Figuren nicht überbrückt werden kann. Wir bekommen zwar eine erstaunliche Mannigfaltigkeit von Bildern zu sehen, aber keine Reihe, in der das eine klar aus dem andern sich ableiten ließe.

Aus dem Gesagten wird sich ergeben haben, daß eine erneute Untersuchung des Gegenstandes keine überflüssige Arbeit ist.

CARNOY selbst spricht den Wunsch aus, daß ein unbeeinflußter Beobachter eine Nachprüfung unternehmen möge. Nach längerer Beschäftigung mit unserem Objekt glaube ich nun endgültig den Beweis liefern zu können, daß der Prozeß der Richtungskörperbildung, wie bei allen anderen untersuchten Eiern, so auch bei Ascaris megalocephala als ty-

pische karyokinetische Zellteilung verläuft, worunter ich die Teilung der möglichst in der Äquatorialebene einer zweipoligen faserigen Figur gelagerten chromatischen Elemente in je zwei Hälften und die Wanderung der beiden Hälften eines jeden Elements nach entgegengesetzten Polen verstehe.

Daß dies für die von mir untersuchten Eier zutrifft, wird aus meiner Beschreibung zur Genüge hervorgehen. Allein nachdem einmal Variabilität für die Eier von Ascaris megalocephala nachgewiesen ist, könnte man der Ansicht sein, daß außer dem von mir konstatierten Teilungsmodus noch ein anderer sich finden möchte, daß ein solcher in den Bildern van Beneden's und Carnoy's zu erblicken wäre.

Es wird deshalb meine Aufgabe sein, 1) darzuthun, daß ich die gleichen Objekte untersucht habe, wie alle anderen Autoren, 2) zu zeigen, daß die abweichenden Figuren derselben durch die Behandlungsweise bedingt sind, daß man bei Anwendung geeigneter Methoden nur typische Teilungsfiguren erhält, 3) die Bilder meiner Vorgänger im einzelnen einer genauen Prüfung zu unterziehen, festzustellen, wie weit die behauptete Entwickelung eine aus pathologischen Figuren konstruierte ist, und womöglich den Punkt aufzudecken, wo von diesem Irrweg aus der Sprung zu den normalen Endstadien der Teilung gemacht wird.

Methode der Untersuchung.

Nachdem mir einmal der Verdacht aufgestiegen war, daß ein Teil der van Beneden'schen Bilder durch das langsame Absterben der Eier bedingt sein könne, tötete ich dieselben durch Hitze, und zwar dadurch, daß ich die Eiröhren in kochenden absoluten Alkohol, dem 1 % Eisessig zugesetzt war, auf einige Sekunden eintauchte. Durch dieses Verfahren werden nicht nur die Eier sofort getötet, sondern auch die Eihüllen momentan für das Reagens durchgängig.

Die Eiröhren blieben noch einige Stunden in dem gleichen, allmählich erkaltenden Gemisch, wurden dann in reinen Alkohol übertragen, gefärbt und in Glycerin oder Nelkenöl untersucht. Dabei zeigten sich denn in allem wesentlichen nur solche Bilder, wie wir sie an anderen Objekten zu sehen gewohnt sind, reguläre achromatische Spindeln mit chromatischer Äquatorialplatte oder mit Tochterplatten, keine Spur von Protoplasmastrahlung. War

damit auch so ziemlich der Nachweis geliefert, daß der von van Beneden und Carnoy aufgestellte Entwickelungsmodus nicht existiert, so waren die durch die genannte Methode erhaltenen Präparate doch nicht so klar, daß sich an denselben alles Detail hätte feststellen lassen. Denn bei aller prinzipiellen Übereinstimmung mit anderen Objekten bietet der Prozeß bei Ascaris megalocephala doch gewisse Besonderheiten dar, so daß er sich nicht ohne weiteres auf ein bekanntes Schema zurückführen läßt.

Ich wandte daher wieder kalte Reagentien an, Alkohol in verschiedener Konzentration mit und ohne Essigsäure, Salpetersäure und vor allem Pikrin-Essigsäure. Diese letztere Mischung ergab mir weitaus die besten Resultate, so daß ich sie zuletzt ausschließlich benutzte. Dabei verfuhr ich folgendermaßen: Eine konzentrierte wässerige Lösung von Pikrinsäure wird mit zwei Teilen Wasser verdünnt und dieser Lösung dann 1 % Eisessig zugesetzt. In diese Mischung werden die Eiröhren gebracht und so lange darin belassen, bis die mikroskopische Untersuchung die Fixation der Eier ergiebt, mindestens aber 24 Stunden. Nach sehr sorgfältigem Auswaschen in 70 % Alkohol kommen die Eiröhren auf 24 Stunden in Grenacher's alkoholisches Boraxkarmin, 24 Stunden in 70 %igen Alkohol mit 1 % Salzsäure, dann in reinen Alkohol. Die Untersuchung in Glycerin ist derjenigen in Nelkenöl oder Harz entschieden vorzuziehen. Bringt man die Eiröhren aus dem Alkohol in eine Mischung von 1 Teil Glycerin auf 3 Teile Alkohol absol. und läßt diese so lange stehen, bis der Alkohol verdunstet ist, so erhält man die Eier ohne alle Schrumpfung.

Was nun die Konservierung der so behandelten Eier betrifft, so ist dieselbe eine sehr wechselnde. Man muß sich, wie überhaupt bei Anwendung kalter Reagentien, auf den Zufall verlassen. Offenbar je nach der Konstitution der Eihüllen, also von Umständen abhängig, die wir nicht in der Hand haben und die individuell, d. h. von einem Wurm zum andern, ja selbst von einem Ei zum andern sehr variieren, werden die Eier bald rasch fixiert, bald erst, nachdem sie mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen erlitten haben. Selbst in den günstigsten Fällen erhält man neben völlig normalen Präparaten, die von einer Schönheit und Klarheit sind, daß ich von viel leichter zu behandelnden Objekten keine besseren gesehen habe, mehr oder weniger pathologische Bilder, die jedoch einerseits durch den Vergleich mit den durch Hitze abgetöteten Eiern, andererseits schon dadurch, daß sie,

gleichsam wie Sackgassen, nicht weiter führen, leicht als solche erkannt werden können.

Ich habe auf diese Weise vielfach die gleichen oder ähnlichen Bilder bekommen, wie sie in den Figuren van Beneden's, Carnoy's und Nussbaum's wiedergegeben sind, niemals jedoch die von Carnoy abgebildeten komplizierten Protoplasmastrahlungen, sei es nun, daß diese durch eine individuelle Eigentümlichkeit der von ihm untersuchten Eier, sei es, daß sie durch die Wirkungsweise seiner Konservierungsmethode bedingt sind.

Schließlich will ich nicht unerwähnt lassen, daß mir die Betrachtung eines und desselben Eies von verschiedenen Seiten durch Rotieren desselben vermittelst einer Verschiebung des Deckglases von großem Wert war. Dieses Verfahren, welches in einfachster Weise lehrt, wie die verschiedenen Bilder, die man nebeneinander findet, aufeinander zurückzuführen sind, ist, wie mir scheint, von meinen Vorgängern zu sehr vernachlässigt worden. So glaube ich besonders, daß einzelne Figuren, die van Beneden als aufeinanderfolgende Stadien beschreibt, nur verschiedene Ansichten des gleichen Stadiums repräsentieren.

Ehe ich an eine Beschreibung meiner Befunde gehe, möchte ich ein paar Worte über die Terminologie sagen, die ich bis jetzt gebraucht habe und auch im Folgenden anwenden werde. So sehr ich geneigt wäre, die einfachen und für gewisse Teilungen vorzüglich passenden Bezeichnungen Flemming's zu benutzen, so ungeeignet würde mir der Gebrauch dieser Terminologie für das vorliegende Objekt scheinen. Auf meinen Tafeln ist von Aster und Dyaster, Spirem und Dispirem nichts zu sehen, und auch von der Metakinese kann hier nicht die Rede sein. Es hieße dem Objekt Zwang anthun, wollte man die einzelnen Teilungsphasen mit den Flemming'schen Ausdrücken belegen. Wir besitzen eben noch keine allgemein anwendbare Terminologie und, solange eine solche nicht geschaffen ist, bleibt nichts übrig, als für die entsprechenden Stadien verschiedenartiger Teilungen verschiedene Bezeichnungen zu gebrauchen. Für die folgende Beschreibung genügen mir die Ausdrücke „Äquatorialplatte“ und „Tochterplatte“, welche, dem Flemming'schen Aster und Dyaster entsprechend, hinlänglich bekannt und prägnant sind. Handelt es sich einmal darum, eine für alle Teilungen passende Terminologie aufzustellen, so wird

dieselbe sicherlich mehr an diese Ausdrücke als an die FLEMMING'schen anzuknüpfen sein.

Ich bespreche die Reifung der beiden Ei-Varietäten getrennt und bezeichne dieselben nach den Autoren, welche die ausführlichste Beschreibung einer jeden gegeben haben, als „Typus CARNOY" und „Typus VAN BENEDEN".

a. Typus Carnoy.

Indem ich die Darstellung der Entstehung der Eier und der allmählichen Ausbildung des Keimbläschens, worüber meine Untersuchungen noch nicht völlig zum Abschluß gelangt sind, auf eine spätere Mitteilung verschiebe, beginne ich die Beschreibung mit jenem Zustande der Eier, in dem dieselben sich von der Rachis abgelöst haben und, abgerundet, zur Aufnahme des Spermatozoons reif sind.

Dabei beschränke ich mich in der Hauptsache auf den Bau und die Umwandlungen des Kerns, da ich in Bezug auf die Zellsubstanz den Resultaten meiner Vorgänger, besonders den detaillierten Angaben VAN BENEDEN's nur wenig Neues hinzuzufügen habe. In Fig. 7 und 1—6 (Taf. I) habe ich eine Serie von Eiern von dem Moment der Kopulation der Geschlechtszellen bis zur beginnenden Ausbildung von Ei- und Spermakern dargestellt, an welcher die allmählichen Umbildungen des Eileibes leicht verfolgt werden können.

Das Keimbläschen ist in dem oben genannten Stadium annähernd kugelig und wird von einer starken, deutlich doppelt konturierten Membran umschlossen, welche vollkommen homogen erscheint. Die äußere und innere Oberfläche derselben zeigen ein verschiedenes Verhalten; die Grenze gegen die Zellsubstanz ist stets eine sehr scharfe, was um so deutlicher hervortritt, als die Kernmembran und mit ihr die ganze achromatische Kernsubstanz an den Pikrin-Essigsäure-Präparaten ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen besitzt, als alle Bestandteile des Zellleibes. Dagegen läßt sich zwischen der inneren Fläche der Membran und der achromatischen Kernsubstanz eine scharfe Grenzlinie nicht ziehen. Der erste Eindruck, den man von dieser im Kernraum, soweit derselbe nicht von den chromatischen Elementen eingenommen wird, gleichmäßig verteilten Substanz erhält, ist der, daß dieselbe aus dicht gelagerten, relativ groben Körnern besteht. Allein bei genauerer Analyse läßt sich mit Sicherheit die An-

schauung gewinnen (Fig. 7, Taf. I), daß es sich um ein sehr engmaschiges Gerüstwerk handelt, dessen dicke Stränge im optischen Schnitt als Granula imponieren. Die peripheren Balken dieses Retikulums scheinen unmittelbar in die Kernmembran überzugehen (Fig. 7), mit welcher sie im ganzen Habitus die vollkommenste Übereinstimmung aufweisen. Es liegt deshalb nahe, die Membran als eine modifizierte Rindenschicht der achromatischen Kernsubstanz aufzufassen, welche Betrachtungsweise durch die folgenden Umwandlungen des Keimbläschens noch mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Durch die außerordentliche Mächtigkeit einer vom Chromatin unabhängigen achromatischen Kernsubstanz unterscheidet sich das Keimbläschen unserer Eier sehr beträchtlich von den typischen Metazoënkernen und erinnert eher an solche der Protozoën, so besonders an die von Actinosphaerium.

Außer der den Kernsaft gleichmäßig durchsetzenden achromatischen Substanz enthält das Keimbläschen zwei chromatische Elemente (Fig. 7 u. ff.). Ich lege dem Ausdruck „chromatische Elemente" oder „Kernelemente" einen ganz bestimmten Sinn bei und verstehe darunter jene Gebilde, welche unter der Form von selbständigen Körnern, Stäbchen, Ringen oder Schleifen bei jeder karyokinetischen Teilung zur Beobachtung kommen und durch ihre Teilung in zwei Hälften die Bausteine für die Tochterkerne liefern. Ich gebrauche den indifferenten Namen „chromatisches Element", da die der Form entlehnten oder aus der Entstehungsweise entnommenen Bezeichnungen „Schleife", „Segment" etc. eine allgemeine Anwendung nicht finden können.

Die zwei im Keimbläschen zu unterscheidenden Chromatinportionen gehen, wie sie sind, in die erste Richtungsspindel ein und verdienen deshalb schon jetzt die soeben definierte Benennung. Ihre Form und komplizierte feinere Struktur ist im Keimbläschen nicht so leicht zu erkennen, als später in der ersten Richtungsspindel. Denn sie liegen meist dicht neben- oder übereinander, ohne Regelmäßigkeit und nach verschiedenen Richtungen gekrümmt. Doch lassen einzelne Eier schon jetzt eine Analyse zu, und die in den Fig. 7—13 wiedergegebenen Präparate setzen uns in den Stand, ein vollkommen klares Bild dieser Verhältnisse zu gewinnen. Jedes chromatische Element besitzt annähernd die Form eines vierseitigen Prismas mit quadratischer Grundfläche, dessen Höhe die Breite stets um mehr als das doppelte übertrifft. In diesem Körper ist jedoch das Chromatin nicht gleichmäßig ver-

teilt, sondern zu vier der Achse des Prismas parallelen Stäbchen angeordnet, deren jedes eine der abgerundeten Kanten des Prismas bildet und so weit in den Binnenraum desselben vorspringt, daß am Querschnitt zwischen den vier Stäbchen ein feines Kreuz achromatischer Substanz übrig bleibt. Die vier Unterabteilungen eines jeden Elements lassen abermals eine feinere Zusammensetzung erkennen. Sie bestehen aus einer Anzahl, in der Regel sechs stärker sich färbenden verdickten Abschnitten, Körnern oder Scheiben, die durch schmälere, schwächer chromatische Portionen voneinander getrennt sind. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist diese Struktur in der Weise ausgebildet, daß an jedem Ende des Stäbchens ein größeres Korn seine Lage hat, der mittlere Teil von vier kleineren, mehr scheibenförmigen eingenommen wird. Alle vier in einem Element gelegenen Unterabteilungen zeigen in dieser Anordnung stets eine vollkommene Übereinstimmung; jedes Korn des einen Stäbchens hat sein Pendant in den drei anderen und steht mit diesen durch feine intensiv färbbare Brücken in Zusammenhang. Auf dem uns vorliegenden Stadium erkennt man solche Brücken nur zwischen benachbarten Kanten des Prismas; allein später zeigt es sich, daß auch diagonale Chromatinfädchen existieren.

Von dieser ganz regulären Anordnung, wie ich sie eben geschildert habe, finden sich häufig unwesentliche Abweichungen. Bald ist das Element als Ganzes nicht gerade gestreckt, sondern leicht gebogen, bald sind die einzelnen Stäbchen desselben paarweise nach verschiedenen Richtungen gekrümmt (Fig. 13 *a. b.* Taf. I), so daß bei gewisser Lagerung an einem oder an den beiden Enden eine Divergenz sichtbar wird, welche, sobald sie beträchtlicher wird, zu einer Unterbrechung der hier gelegenen Chromatinbrücken führt.

Diese beiden kompliziert zusammengesetzten Gebilde bezeichnet Carnoy als Keimflecke, „taches de Wagner". Eine solche Benennung ist dann gewiß gerechtfertigt, wenn man alle in einem Keimbläschen auftretenden distinkten Chromatinportionen mit diesem Ausdruck belegen will. Allein es dürfte meiner Meinung nach richtiger sein, die Bezeichnung „Keimfleck" auf jene charakteristischen, meist kugeligen Gebilde zu beschränken, wie sie, einfach oder in größerer Zahl, von den meisten Kernen unreifer Eier bekannt sind. Es wird dann mit diesem Namen etwas von den in gewöhnlichen Kernen vorhandenen Strukturen Verschiedenes bezeichnet, Gebilde, über deren Beziehungen zu den Gerüsten oder

den chromatischen Elementen anderer Kerne wir noch nicht aufgeklärt sind. Acceptieren wir diese Beschränkung, so besitzen die uns vorliegenden Eier, wenigstens in dem besprochenen Stadium, überhaupt keinen Keimfleck; denn die beiden beschriebenen Chromatinportionen sind, wie wir im Folgenden sehen werden, völlig homolog den bei allen karyokinetischen Teilungen auftretenden chromatischen Elementen.

Außer dieser begrifflichen Differenz zwischen Carnoy und mir ist jedoch noch ein viel bedeutenderer Unterschied zwischen seiner Auffassung und der meinigen hervorzuheben. Carnoy betrachtet jede der von mir als chromatische Elemente bezeichneten Portionen als eine Gruppe von vier Elementen, deren also das Keimbläschen nicht zwei, sondern acht enthielte. Er erklärt jedes der von mir als Unterabteilungen beschriebenen Stäbchen als selbständig und für sich den bei anderen Teilungen zu beobachtenden Elementen gleichwertig. Allein wenn ich hinzufüge, daß die chromatischen Brücken zwischen den vier zusammengehörigen Stäbchen Carnoy vollständig entgangen sind, wie denn überhaupt seine Abbildungen in verschiedener Hinsicht einen mangelhaften Konservierungszustand verraten, so erklärt sich diese Differenz zur Genüge. Zugleich aber rechtfertigen diese Verbindungen meine Auffassung, besonders, wenn ich hier vorgreifend erwähne, daß die vier auf solche Weise zusammenhängenden Stäbchen nichts anderes sind, als die einstweilen vorbereiteten Tochter- und Enkelelemente, welche durch die beiden nun folgenden Teilungen voneinander getrennt werden sollen.

Carnoy könnte zur Stütze seiner Auffassung die allmähliche Ausbildung des Keimbläschens, wie sie von ihm dargestellt worden ist, heranziehen. Ein kontinuierlicher Knäuel soll sich hierbei in acht Stäbchen segmentieren, die sich in zwei Gruppen von je vieren, die „Keimflecke", sondern. Die Betrachtung eines jeden Stäbchens als selbständig wäre demnach entwickelungsgeschichtlich begründet. Allein der Beweis, daß die Entwickelung wirklich so verläuft, scheint mir nicht erbracht zu sein. Carnoy gibt zwar ein deutliches Bild von jenem Stadium, wo der frühere Knäuel in getrennte Stäbchen zerfallen ist; sonderbar ist an dieser Figur nur das eine, daß sie nicht acht Stäbchen, wie Carnoy angibt, sondern ohne Zweifel deren neun enthält. Die beiden vermittelnden Stadien aber zwischen diesem und dem ausgebildeten Keimbläschen lassen von den isolierten Stäbchen nichts mehr wahrnehmen; man kann in den Figuren zwar zur Not eine Sonderung

des Chromatins in zwei Gruppen erkennen, diese aber zeigen nur ein unklares Gewirre von Fäden, keine Spur von den vorher und später so deutlichen Stäbchen. Es ist mir nun nach meinen eigenen Beobachtungen überdies sehr zweifelhaft, ob jenes von CARNOY beschriebene Stadium der Segmentierung überhaupt existiert. An meinen Präparaten habe ich es nicht auffinden können, obgleich die untersuchten Eiröhren die entsprechenden Stadien der sich teilenden Keimzellen in tadelloser Konservierung enthalten. Ich hoffe, an Stelle dieses negativen Befundes demnächst positive Angaben über die Ausbildung der beiden chromatischen Elemente setzen zu können.

Wie ich das Keimbläschen geschildert habe, so besteht es zur Zeit, wo das Spermatozoon ins Ei eindringt; bald darauf beginnt es sich in die erste Richtungsspindel umzubilden. Die Spindel geht ausschließlich aus der achromatischen Substanz des Keimbläschens hervor, und diese wird allem Anschein nach vollständig in die Spindel aufgenommen; eine Thatsache von doppeltem Interesse: einerseits ein schlagendes Beispiel für die Bildung der Kernspindel aus „Kernsubstanz", andererseits ein Fall, wo nicht nur ein Teil des Keimbläschens, wie es die Regel zu sein scheint, sondern dessen ganze Masse in die Bildung der karyokinetischen Figur einbezogen wird.

Die Entstehung der Spindel läßt sich deswegen leichter als in anderen Fällen verfolgen, weil die chromatischen Elemente einen viel geringeren Raum einnehmen, also weniger verdecken als in anderen Kernen. Die Umwandlung beginnt damit, daß das Keimbläschen seine regelmäßige Begrenzung aufgiebt, indem es zunächst an einzelnen Stellen (Fig. 8) sich zu Ecken oder Zacken erhebt, ein Prozeß, der mit einer Bewegung der ganzen achromatischen Substanz verbunden sein muß, indem dieselbe allen Erhebungen der Membran folgt. Häufig habe ich auf diesen frühesten Stadien die Membran noch in ihrer früheren Schärfe und Deutlichkeit konstatieren können, es schien mir an manchen Präparaten sogar, als wenn sie allein einen Fortsatz gebildet hätte.

Allein bald ändert sich das Bild; die Konturen der Membran werden verschwommen und diskontinuierlich, schließlich sieht man an ihrer Stelle nur eine Schicht grober Körner, die sich in keiner Weise von der achromatischen Substanz des Keimbläschens unterscheiden (Fig. 9, Taf. I). Es wäre demnach möglich, daß die Membran völlig verschwunden ist; wahrscheinlicher aber ist

wohl die Annahme, daß sie sich in die Körner oder, besser gesagt, in ein knotiges Netzwerk, das kontinuierlich in das innere Gerüst übergeht, aufgelöst hat.

Allmählich werden die Formveränderungen beträchtlicher. Es ist schwer zu sagen, ob dabei das ursprüngliche Volumen des Keimbläschens vollständig gewahrt bleibt, auch aus dem Grunde, weil die Größe des noch kugeligen Keimbläschens von einem Ei zum andern nicht unerheblich wechselt. Von großem Interesse ist die mit den Formveränderungen einhergehende Strukturveränderung der achromatischen Substanz. Während im ruhenden Keimbläschen die einzelnen Körner oder Gerüstknoten ganz gleichmäßig verteilt waren, sich durchaus in keiner besonderen Weise gruppieren ließen, zeigt sich in dem amöboid gewordenen Körper deutlich eine streifige Differenzierung, an sich betrachtet, sehr unregelmäßig und wechselnd, aber in bezug auf die Gestalt der ganzen Masse entschieden gesetzmäßig, ganz allgemein etwa so zu charakterisieren: wo sich die Oberfläche des Keimbläschens zu einem Fortsatz erhebt, da erscheint in diesem in der gleichen Richtung eine faserige Anordnung. Am besten läßt sich dies durch den Hinweis auf die beigegebenen Abbildungen (Fig. 10 *a* und *b*, Taf. I) erläutern. Von den Ecken und Zacken strahlen divergierende Fasern aus, ist ein Fortsatz stumpf, d. h. annähernd eben begrenzt, so ziehen von dieser Fläche parallele Fasern ins Innere. Häufig läßt sich ein Faden von einer Spitze zur benachbarten verfolgen; nicht selten sieht man Stellen, an denen sich die verschieden gerichteten Fasern zu durchkreuzen scheinen. Ihrer Entstehung gemäß sind dieselben, wenigstens anfangs, nicht homogen, sondern körnig, ja es kommt häufig vor, daß man deutlich den Eindruck von Streifung erhält, ohne daß es gelingt, distinkte Fasern zu verfolgen.

Betrachtet man auf diesem Stadium das Keimbläschen, wenn es jetzt noch diesen Namen verdient, von allen Seiten, so bietet jeder optische Schnitt ziemlich das gleiche Bild (Fig. 10 *a*, *b*), das annähernd an die Figuren von mehrpoligen Spindeln erinnert; keine Richtung scheint vor der andern den Vorzug zu haben. Erst nach einiger Zeit erscheint eine solche Ungleichwertigkeit, indem bei gewisser Lagerung (Fig. 11 *b*) die bekannte regelmäßige Form und Streifung der Kernspindel erscheint, womit jedoch die anders gerichtete Faserung keineswegs verschwindet. Sieht man auf eine solche eben entstandene und noch niedrige Spindel vom Pol (Fig. 11 *a*), so erblickt man im optischen Äquatorialschnitt

noch immer die zackige Begrenzung und die an mehrpolige Spindeln erinnernde Streifung.

Während dieser Umwandlungen gewinnen die chromatischen Elemente eine bestimmte gegenseitige Lagerung, die allerdings nicht selten schon im ruhenden Keimbläschen vorhanden ist. Ihre Achsen stellen sich in eine Ebene, meist sogar einander parallel, und zwar so, daß von den vier Unterabteilungen eines jeden Elements zwei auf die eine, zwei auf die andere Seite dieser Ebene zu liegen kommen. Zeigt sich die erste Andeutung der zwei definitiven Pole, so ist diese Lagerung stets erreicht; die Ebene, zu welcher die beiden Elemente die beschriebene regelmäßige Stellung einnehmen, wird zur Äquatorialebene der Spindel.

Die Art der Spindelbildung, wie ich sie hier beschrieben habe, weicht nicht unerheblich ab von den Angaben, die CARNOY hierüber gemacht hat. Nach seinen Beobachtungen wird die Kernmenbran aufgelöst, Kernsubstanz und Zellsubstanz mischen sich, bis schließlich die beiden Chromatingruppen direkt von gewöhnlichem Protoplasma umgeben sind. Nun tritt im Umkreis derselben von neuem ein Hof helleren Plasmas auf, aus dem die Spindel hervorgeht, und der wahrscheinlich mit dem früheren Kernplasma identisch ist. Die wesentlichste Abweichung liegt in der von CARNOY betonten und in Fig. 13*a* deutlich abgebildeten völligen Vermischung von Kern- und Zellsubstanz, und wenn auch CARNOY annimmt, daß schließlich das Protoplasma des Zellleibes wieder zurückgedrängt wird und die Spindel, wie nach meiner Darstellung, aus dem Reticulum des Keimbläschens hervorgeht, so ist dies bei ihm doch nur eine Hypothese.

Man muß bei der Variabilität, die sich für die Richtungskörperbildung von Ascaris megalocephala herausgestellt hat, in der Beurteilung der Resultate anderer Beobachter sehr vorsichtig sein. Ich kann also nur sagen: vorausgesetzt, daß die Bildung der Spindel stets in ein und derselben Weise sich vollzieht, so geht der Prozeß so vor sich, wie ich ihn geschildert habe; denn ich habe einerseits genügenden Grund, die Konservierung meiner Eier für eine bessere zu halten als die der CARNOY'schen, andererseits liegt mir der Vorgang in einer kontinuierlichen Reihe von Bildern vor, während die Figuren CARNOY's denselben nicht ohne Lücken und Sprünge zur Anschauung bringen.

Speziell über die Konservierung möchte ich hier einige Bemerkungen machen. Ich weiß aus vielen mißglückten Versuchen,

daß von allen Stadien der Richtungskörperbildung, auch von denen, die nach völliger Ausbildung der Eihüllen sich vollziehen, keines schwieriger zu erhalten ist als das der Spindelentstehung. Es gilt dies ja für die Gewebezellen in gleicher Weise. Es scheint mir, daß dieser im Vergleich zu allen anderen Teilungsstadien vorzüglich „kinetische" Prozeß am leichtesten gestört werden kann, auch durch Einwirkung sonst guter Reagentien, wie ja gewisse Organismen in bestimmten Zuständen ihrer Körperform gar nicht oder doch nur sehr schwer konserviert werden können. Auch mag, worauf ich erst in der letzten Zeit aufmerksam geworden bin, die Abkühlung der Eier in Fällen, wo dieselben nicht direkt dem Wirt entnommen, abgetötet werden, auf die karyokinetischen Figuren schädigend einwirken. Eines habe ich stets gefunden: wo der Eileib Anzeichen einer nicht völlig gelungenen Konservierung verrät, da ist die Figur der Spindelentstehung stets verdorben, während das noch ruhende Keimbläschen auch an solchen Eiern nicht wesentlich anders erscheint als sonst.

Carnoy's Abbildungen, die sich auf unser Stadium beziehen, lassen keinen Zweifel, daß seine Eier in ihrer Protoplasmastruktur schlecht erhalten sind. An lebenden und gut konservierten Eiern sieht man die Zellsubstanz von scharf begrenzten kugeligen Hohlräumen verschiedenster Größe durchsetzt (Fig. 7, Taf. I), welche Dotterkörper enthalten. Diese Struktur ist an den Eiern Carnoy's bedeutend modifiziert. Die Vakuolen sind nicht mehr kugelig, sondern ganz unregelmäßig, großenteils zusammengeflossen und mit dem Protoplasma gemischt, das undeutlich und fetzig dagegen abgegrenzt ist. Die Zeichnungen machen auf mich den Eindruck, als seien die Eier zum Teil gequetscht, und diese Annahme gewinnt noch dadurch an Wahrscheinlichkeit, daß Carnoy's Figuren, die bei Anwendung von Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. 1. gezeichnet sind, größer sind als die meinigen bei Zeiss $\frac{1}{18}$ Oc. 2.

Gerade das in Figur 13 von Carnoy dargestellte Präparat, welches die Kern- und Zellsubstanz völlig gemischt zeigt, gehört zu den am schlechtesten konservierten; dürfen wir dieses aber streichen und etwa von Fig. 11 zu 14 übergehen, so ist im wesentlichen eine Übereinstimmung in unseren Resultaten erzielt.

Wir haben die Kernfigur auf jenem Stadium verlassen, wo zwei opponierte Lappen des unregelmäßig gestalteten Körpers über die anderen das Übergewicht gewonnen haben. Liegen diese beiden bevorzugten Pole in einer zur optischen Achse senkrechten Ebene

(Fig. 11 *b*, 12 *b*), so erhält man das Bild der Kernspindel. Diese Figur ist zunächst noch niedrig, die einzelnen Fasern sind körnig und verschwommen.

Während die Spindel nun an die Oberfläche rückt, ein Prozeß, für den ich nichts entdeckt habe, was sich als ein aktives Moment betrachten ließe, streckt sie sich in der Richtung ihrer Achse sehr bedeutend, die Fasern werden feiner, scharf und homogen (Fig. 14 und 16).

Ein Blick auf die Figuren 14 und 16 lehrt, daß der Ausdruck „Spindel" für unsere Figur sehr wenig entsprechend ist, vor allem deswegen, weil die Enden nicht zugespitzt, sondern gerade abgestumpft sind; die Figur endigt beiderseits nicht in Punkten, den „Polkörperchen", sondern in breiten Platten. Diese machen aber nicht den Eindruck von etwas Selbständigem, sondern von integrierenden Bestandteilen des faserigen Körpers. Jede Platte scheint aus einer einfachen Schicht von Körnern zu bestehen, welche kontinuierlich in die Spindelfasern sich fortsetzen. Sie läßt sich demnach mit gewissen Membranen vergleichen, die in gleicher Weise als verdickte und modifizierte Endknoten eines Reticulums erscheinen, wie wir ja auch für die Membran des Keimbläschens unserer Eier eine solche Struktur als wahrscheinlich erkannt haben. Eine spezifische „Polsubstanz" liegt in unserem Fall gewiß nicht vor.

Unterzieht man die zwischen den beiden Polplatten sich erstreckende Faserung einer sehr sorgfältigen Prüfung, so macht es den Eindruck, als zögen die einzelnen „Spindelfasern" nicht als isolierte Fädchen von einem Pol zum andern, sondern als wären dieselben nur zu fast völligem Parallelismus gestreckte Abschnitte eines Gerüstes. Wenn man ein Gumminetz mit engen Maschenräumen mit zwei entgegengesetzten Seiten an Stäbchen befestigen und diese dann voneinander entfernen würde, so müßte in der Ebene ein Bild entstehen, wie ich körperlich die Struktur der Spindel auffasse. Daß das Ganze ein zusammenhängendes Gerüstwerk ist, dafür sprechen besonders die Ansichten vom Pol, welche die optischen Schnitte der Spindelfasern zugleich als Componenten eines transversalen, freilich viel undeutlicheren, Streifensystems erkennen lassen (Fig. 15 *a*, *b*, *c*).

Die Gesamtform der Figur läßt sich am besten als ein Kompositum aus zwei mit ihren Grundflächen aneinandergefügten symmetrischen Kegelstümpfen beschreiben (Fig. 16). Die beiden durch die Äquatorialebene unterscheidbaren Spindelhälften stoßen

demnach hier mit einer mehr oder weniger scharfen Kante aneinander (Fig. 14 und 16). Der Querschnitt ist nicht rund, sondern annähernd oval, sogar biskuitförmig (Fig. 15), die ganze Figur gegen das umgebende Protoplasma sehr scharf abgegrenzt. Vergleicht man den Querschnitt der fertigen Spindel mit dem der eben erst angelegten (Fig. 11 *a*), so erkennt man, daß die anfänglich unregelmäßig sternförmige Begrenzung desselben sich allmählich (Fig. 12 *a*) abrundet, so daß schließlich nur noch die oben erwähnte transversale Faserung an diesen früheren Zustand erinnert.

Von Protoplasmastrahlung habe ich während der ganzen Richtungskörperbildung keine Spur wahrgenommen. Die Spindel liegt wie ein Fremdkörper im Ei, ohne irgend welche sichtbare Einwirkung auf die Zellsubstanz; auch grenzen die Polplatten nicht selten an Dottervakuolen, was eine Strahlung von vornherein ausschließt.

Diesem negativen Befund stehen die sehr positiven Angaben Carnoy's gegenüber, der Protoplasmastrahlungen von einer Mächtigkeit und Mannigfaltigkeit abbildet, wie sie bei normalen Zellteilungen noch niemals gesehen worden sind. Dagegen kennen wir durch die neuesten Untersuchungen der Brüder Hertwig [1]) zum Teil sehr ähnliche Erscheinungen von Eiern, die unter abnorme Bedingungen gebracht worden waren. Es muß diese Übereinstimmung von vornherein den Verdacht erwecken, daß auch an den Eiern Carnoy's pathologische Prozesse sich abgespielt haben, ehe dieselben abgetötet worden sind, eine Vermutung, die bereits von den genannten Forschern geäußert worden ist. Carnoy unterscheidet drei Arten von Protoplasmastrahlung:

1) asters terminaux, die bekannten, von den Polen ausgehenden Radiensysteme,

2) asters latéraux, die an den chromatischen Elementen ihren Ursprung nehmen,

3) asters accessoires, deren Centra ohne direkte Beziehung zur Spindel im Protoplasma liegen.

Alle drei Arten können zusammen vorkommen, so daß der ganze Eikörper von Strahlensystemen durchsetzt ist. Am konstantesten sind die „asters terminaux", aber auch diese zeigen in dem Grade und in der Art ihrer Ausbildung die größten Schwankungen.

---

1) l. c.

Da die meisten der CARNOY'schen Eier auch in der Kernspindel selbst deutliche pathologische Veränderungen zeigen, die, wie ich unten erörtern werde, zu einer Teilung nicht führen können, so kann es für die „asters latéraux" und „accessoires", die noch niemals bei einer normalen Zellteilung beobachtet worden sind, wohl keinem Zweifel unterliegen, daß sie gleichfalls als krankhaft aufzufassen sind.

Es bliebe also noch die allgemein verbreitete Polstrahlung übrig, und somit immerhin eine beträchtliche Differenz zwischen den CARNOY'schen Figuren und den meinigen. Ich muß mich zunächst gegen die Vermutung verwahren, daß die Protoplasmastrahlung an meinen Eiern nicht erhalten gewesen oder daß sie mir entgangen wäre. Es läßt sich dies durch den Hinweis auf die vorzügliche Konservierung der Spindel und durch den Umstand, daß ich die Polradien auf späteren Stadien, nämlich an den ersten Furchungsspindeln, mit der größten Deutlichkeit wahrgenommen habe, nahezu als ausgeschlossen betrachten. Außerdem aber macht, wie schon oben erwähnt, die Konfiguration des Protoplasmas das Auftreten der Polstrahlung in vielen Fällen unmöglich, dann nämlich, wenn die Polplatten der Spindel ganz oder zum Teil an größere Vakuolen angrenzen. Es zeigt sich in dieser Hinsicht durchaus kein Unterschied zwischen der polaren und seitlichen Begrenzung der Figur, nicht die geringste specifische Beziehung der Pole zur Zellsubstanz. Ich muß demnach für meine Eier die Existenz der Polstrahlung, ja für viele Fälle auch schon die Möglichkeit des Vorkommens derselben in Abrede stellen.

Wie oben für die Entstehung der Spindel, so lasse ich auch hier die Möglichkeit offen, daß bei verschiedenen Individuen der Vorgang unter abweichenden Erscheinungen sich vollzieht, das eine Mal mit, ein anderes Mal ohne Strahlung. Aber auch die Möglichkeit einer Übereinstimmung scheint mir nicht ausgeschlossen zu sein. Fasse ich die einzelnen in Vorstehendem betrachteten Punkte noch einmal zusammen: Das völlige Fehlen jeglicher Protoplasmastrahlung in allen meinen Präparaten, an deren guter Konservierung zu zweifeln kein Grund vorliegt, das Fehlen derselben an einigen der CARNOY'schen Abbildungen und die außerordentliche Variabilität ihrer Mächtigkeit und Anordnung an anderen, endlich die Thatsache, daß in den Eiern CARNOY's vielfach anderweitige Strahlungen vorliegen, von denen es nicht zweifelhaft sein kann, daß sie pathologisch sind, so scheint mir der Schluß

eine gewisse Berechtigung zu haben: wenn durch die Einwirkung unserer Reagentien im ganzen Bereich des Eikörpers, speciell an der Kernfigur (von den Chromatingruppen ausgehend), überhaupt Protoplasmastrahlungen hervorgerufen werden können, so können solche abnorme Strahlensysteme auch an den Spindelpolen entstehen, wo sie dann als Homologa der sonst bekannten Polsonnen erscheinen; kurz, ich halte es für möglich, daß auch die „asters terminaux" CARNOY's pathologische Bildungen sind.

Es mag bei dem Standpunkt, den wir den Zellstrukturen gegenüber heutzutage einnehmen, vielleicht von geringer Wichtigkeit scheinen, ob an einer Kernspindel Polradien vorkommen oder nicht; allein es wäre doch möglich, daß diese Differenz, mit anderen zusammengehalten, uns über die bei der Zellteilung wirkenden Kräfte einigen Aufschluß gewähren könnte. Aus diesem Grunde habe ich diesen Verhältnissen eine etwas ausführliche Besprechung gewidmet.

Die Lagerung der chromatischen Elemente, wie wir sie bei dem ersten Auftreten der zweipoligen Figur kennen gelernt haben (Fig. 11 und 12), ist in der ausgebildeten Spindel noch genau die nämliche (Fig. 14, 15, 16), dagegen hat ihre Form, wie eine Vergleichung der Fig. 15 mit Fig. 12 lehrt, eine Änderung erfahren. Die beiden Elemente sind beträchtlich kürzer geworden, die vier Unterabteilungen dementsprechend dicker und dichter aneinander geschmiegt; die früher so scharf hervortretende Zusammensetzung der Stäbchen aus chromatinreicheren und -ärmeren Abschnitten ist fast völlig verschwunden. Da um diese Zeit die äußere Perivitellinhülle (Fig. 16) bereits eine beträchtliche Dicke erreicht hat, und demnach das Reagens vielleicht nicht in der gleichen Weise wirken kann wie auf die noch nackten Eier, so ist es nicht ausgeschlossen, daß diese Formdifferenzen künstliche sind. In den meisten Fällen stehen die beiden Elemente mit ihren Achsen einander parallel, so daß man bei gewisser Profilansicht beide von den Enden erblickt und so den Eindruck von je 4 zu einem Quadrat zusammengeordneten chromatischen Körnern erhält, zwei auf der einen, zwei auf der anderen Seite der Äquatorialebene (Fig. 14, 16). Die Polansicht zeigt dann vier parallele Chromatinstäbchen (Fig. 15 *a*, *b*), je zwei dicht aneinander geschmiegt und durch die beschriebenen Chromatinbrücken miteinander in Verbindung. Die Achsen der Stäbchen können jedoch auch einen beliebigen Winkel miteinander bilden,

(Fig. 15 *c*), so daß man unter Umständen bei seitlicher Ansicht das eine im Querschnitt, das andere im Profil zu sehen bekommt.

Die beiden Elemente liegen in einem gewissen Abstand voneinander, der bei paralleler Stellung der Achsen den Durchmesser eines Elementes stets um etwas übertrifft. Im übrigen fand ich sie stets so gelagert, daß sie nach außen von einer nicht unbeträchtlichen Schicht achromatischer Substanz umhüllt sind, also mit keinem Punkt die Oberfläche der Spindel berühren (Fig. 15). Einige Worte verdient noch die Äquatorialebene der achromatischen Figur. Ich habe schon oben erwähnt, daß hier die Spindel sich zu einer mehr oder weniger scharf hervorspringenden Kante erhebt. Von dieser Stelle, die am optischen Längsschnitt als ein stumpferer oder spitzerer Winkel erscheint, sieht man meist sehr deutlich eine achromatische Linie in äquatorialer Richtung nach innen verlaufen, wo sie an das zunächst gelegene Element sich ansetzt. Dieses Verhalten ist in den Figuren 14 und 16 zu erkennen.

Die geschilderte regelmäßige Anordnung und Lagerung der chromatischen Elemente, von welcher ich an keinem einzigen gut konservierten Ei auch nur die geringste Abweichung gesehen habe, und die für das Verständnis der Teilung von der größten Bedeutung ist, ist Carnoy gänzlich unbekannt geblieben. Die beiden Chromatingruppen sind zwar auch an seinen Abbildungen ungefähr im Äquator der Spindel gelagert; allein die vier Stäbchen, aus denen jede Gruppe besteht, sollen die verschiedensten Lagebeziehungen zu einander einnehmen. In manchen Fällen liegen sie einander parallel und zeigen dann, wenigstens an einigen der Carnoy'schen Abbildungen, ganz die von mir beschriebene Anordnung; meistens aber sind sie ganz regellos durcheinander geworfen, und nun macht jede Gruppe den Eindruck eines unregelmäßig gelappten Körpers, der erst bei genauerer Betrachtung seine Zusammensetzung aus vier Stäbchen erkennen läßt.

Was nun diese Differenz zwischen Carnoy's Befunden und den meinigen betrifft, so halte ich es für völlig sicher, daß seine unregelmäßigen Bilder aus der schlechten Konservierung seiner Eier zu erklären sind. Der gewichtigste Grund für diese Annahme ist wohl der, daß die von mir konstatierte Struktur in der engsten Beziehung zur Teilung steht, daß man die Endstadien, wie sie auch Carnoy abbildet, aus jener unregelmäßigen Anordnung gar nicht erklären kann. Eine Variabilität in dieser Hinsicht scheint mir demnach ausgeschlossen zu sein. Wir haben

weiterhin schon gesehen, daß sowohl das Protoplasma, als auch die Kernspindel an den Präparaten Carnoy's die deutlichsten Anzeichen einer mangelhaften Konservierung aufweisen, wir sind daher auch berechtigt, eine solche Annahme für die chromatische Substanz zu machen, die ja, wie allenthalben konstatiert worden ist, in hohem Grade zu Veränderung neigt. Carnoy selbst berichtet an einigen Stellen seiner Abhandlung, daß die von ihm benutzten Präparationsmethoden die chromatischen Elemente nicht selten alterieren, d. h. noch unregelmäßigere Bilder liefern als diejenigen, welche er abgebildet hat und für normal hält. Unter seinen Zeichnungen finden sich jedoch einige, welche annähernd oder vollkommen mit meinen Präparaten übereinstimmen, wo also die vier Stäbchen zu einem vierseitigen Prisma aneinandergefügt und so in der Spindel gelegen sind, daß zwei Stäbchen auf der einen, die anderen zwei auf der anderen Seite der Äquatorialebene ihren Platz finden. Es sind dies die Figuren 9, 25, 36, besonders aber 20, 31 und 32. Speziell die Figur 31 zeigt genau dasselbe Bild, welches ich regelmäßig erhalten habe. Auch die Figur 19 *a* scheint mir hierher zu gehören, obwohl sie von Carnoy in anderer Weise gedeutet wird. Hier sollen die vier gekrümmten Stäbchen jeder Gruppe einander parallel und in einer Fläche dicht aneinander liegen. Ich glaube dagegen, daß es sich hier um zwei ganz reguläre prismatische Elemente handelt, welche im Profil zu sehen sind, so daß von jedem nur zwei Stäbchen sichtbar werden. Dann ist das, was Carnoy als die Köpfe von vier Stäbchen betrachtet, nichts anderes als die verdickten Körner eines einzigen Stäbchens, welche mit den entsprechenden des anderen durch die oben von mir beschriebenen chromatischen Brücken in Verbindung stehen. So wäre gerade diese scheinbar sehr abweichende Figur, die in ihrer Regelmäßigkeit den Gedanken an eine durch Reagentienwirkung verursachte Verschiebung kaum aufkommen läßt, am besten mit den meinigen in Übereinstimmung.

Die Spindel kann an der Oberfläche des Eies jede beliebige Lage einnehmen. In den allermeisten Fällen steht sie mit ihrer Längsachse in einem Eiradius (Fig. 2 und 3), viel seltener schräg (Fig. 16) oder der Oberfläche parallel. Man könnte nach Analogie anderer Eier vermuten, daß diese wechselnde Lagerung nur verschiedene Entwicklungsstadien repräsentiere, daß schließlich auch hier stets die gleiche Stellung, nämlich die radiale, erreicht werde. Dies ist, wie die folgenden Stadien lehren werden, nicht der Fall. Allein wenn auch, infolge dieser verschiedenen Stellung der Spindel,

die Ablösung des ersten Richtungskörpers variiert, ja sogar ganz unterdrückt werden kann, so vollzieht sich doch die Kernteilung stets genau in der gleichen Weise als typische Karyokinese.

Wir gelangen damit zu dem entscheidenden Punkt des ganzen Vorgangs, zu dem Modus der Teilung. Ich halte es für zweckmäßig, zuerst meine Beobachtungen über die Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers im Zusammenhang vorzutragen und dann von diesem Standpunkt aus die Darstellungen SCHNEIDER's, NUSSBAUM's und CARNOY's einer Besprechung zu unterziehen.

Hat die Spindel ihre definitive Lage, in der die Teilung vor sich gehen wird, erreicht, so erleidet sie eine sehr auffallende Rückbildung, die erstens in einer Verkleinerung aller ihrer Dimensionen und zweitens in einem völligen Verschwinden der Faserung besteht (Figur 17). Die Längsachse der achromatischen Figur wird auf etwa die Hälfte ihres Betrages vermindert. Steht die Spindel radial (Fig. 17), so behält die äußere Polplatte ihre Lage an der Oberfläche des Eies bei, die innere wird ihr genähert. Die Polplatten selbst bewahren, soweit sich dies bei der Variabilität der einzelnen Figuren ermessen läßt, ihren früheren Durchmesser. Stets verschwindet die scharfe Kante, mit welcher die beiden Spindelhälften im Äquator zusammenstoßen, die seitliche Spindelbegrenzung rundet sich ab zu einer von der einen Polplatte zur andern ziehenden konvexen Kontur, welche der ganzen Masse ungefähr die Form einer Tonne verleiht. Mit dieser Änderung ist eine Verkürzung des äquatorialen Durchmessers verknüpft, welche in der Regel zu einer dichteren Aneinanderlagerung der beiden chromatischen Elemente führt. Hand in Hand mit der Verkleinerung der Spindel geht das Verschwinden der faserigen Differenzierung, von der schließlich keine Spur mehr zu entdecken ist; die Kernsubstanz sieht entweder gleichmäßig granuliert oder ganz homogen aus, Unterschiede, die vielleicht in einer verschiedenen Wirkungsweise des Reagens ihren Grund haben. Stets aber ist die Kernsubstanz aufs deutlichste von der Zellsubstanz zu unterscheiden und scharf gegen diese abgegrenzt. Der ganze Prozeß dieser Rückbildung muß sich sehr rasch vollziehen, da auf Hunderte von fertigen Spindeln nur einige wenige in dem beschriebenen Stadium angetroffen werden. Sobald er vollendet ist, scheint auch sofort die Spaltung der chromatischen Elemente zu beginnen; wenigstens habe ich nicht eine einzige homogen gewordene Kernfigur gesehen,

an der nicht die ersten Spuren einer Trennung der Tochterelemente vorhanden gewesen wären.

Die Teilung der chromatischen Elemente ist eine Längsspaltung, die durch die beschriebene Struktur derselben bereits vorgebildet, und deren Richtung durch die Lagerung der Elemente gekennzeichnet ist. Sie erfolgt so, daß die auf der äußeren Seite der Äquatorialebene gelegene Hälfte eines jeden Elements nach dem äußeren, die andere nach dem inneren Pol sich bewegt (Fig. 17 bis 20).

Ich habe diesen Prozeß an einer Reihe gleicher und aufeinanderfolgender Stadien mit solcher Sicherheit konstatieren können, daß jeder Zweifel ausgeschlossen ist.

Jede Tochterplatte besteht, wie sich aus dem Teilungsmodus ergiebt, aus zwei Doppelstäbchen, die in einer Ebene liegen und auch während ihrer Wanderung zu den Polen in einer Ebene verbleiben. Die Bilder, die man erhält, sind demnach, wie die der Äquatorialplatte, sehr regelmäßige. Lagen, wie es ja meistens der Fall ist, die Achsen der beiden Elemente einander parallel, so erhält man bei gewisser seitlicher Ansicht zwei mehr oder weniger weit voneinander entfernte parallele Reihen von je vier Kugeln (Fig. 18, 19, 20), je zwei einer Reihe dicht nebeneinander und durch ein feines Chromatinfädchen miteinander verbunden. Die Ansicht vom Pol ist von der der Äquatorialplatte nicht zu unterscheiden, nur durch die Einstellung läßt sich, wenn die Teilung bereits vorgeschritten ist, erkennen, daß zwei parallele Platten untereinander liegen. Der Querschnitt der Spindel wird, wie wir gesehen haben, vom Äquator gegen die Pole zu successive kleiner. Diesem verminderten Raum müssen sich die Tochterelemente jeder Seite anbequemen und rücken infolgedessen immer näher aneinander (Fig. 19, 20, 21), so daß auf vorgeschritteneren Stadien bei der seitlichen Betrachtung die vier Kugeln jeder Reihe dicht aneinander liegen, und deshalb die paarweise Zusammengehörigkeit derselben oft kaum mehr hervortritt.

Während sich die beiden aus einem Element hervorgegangenen Tochterelemente voneinander entfernen, sieht man zwischen beiden noch lange feine chromatische Fädchen ausgespannt (Fig. 18, 19, 25, 27 Taf. I, Fig. 47 Taf. II). Es sind dies die oben besprochenen Chromatinbrücken, welche beim Auseinanderweichen der Tochterplatten nicht sofort unterbrochen, sondern gedehnt werden, bis sie endlich durchreißen, und die jedem Tochterelement anhängende

Portion in dieses eingezogen wird. Während wir solche Brücken auf früheren Stadien nur zwischen den Stäbchen benachbarter Kanten des Prismas konstatieren konnten, lassen sie sich jetzt in gekreuztem Verlauf auch zwischen opponierten Kanten nachweisen (Fig. 18 Taf. I, Fig. 47 Taf. II).

Die sichtbaren Veränderungen der achromatischen Figur während des Teilungsprozesses bestehen wesentlich darin, daß der Raum zwischen den beiden Tochterplatten heller wird und daß in demselben nun eine neue faserige Anordnung auftritt, welche von einer Tochterplatte zur andern zieht. So entstehen die achromatischen „Verbindungsfasern", die, je länger sie infolge der allmählichen Entfernung der Tochterplatten voneinander werden, um so deutlicher hervortreten (Fig. 19, 20, 25 etc.), wenigstens im Bereich der chromatischen Elemente selbst, während nach außen meist nur eine verschwommene körnige Streifung zu sehen ist.

Die äußere Tochterplatte scheint stets bis dicht an die äußere Polplatte heranzurücken (Fig. 20, 28); man ist häufig nur noch imstande, eine feine achromatische Kontur nach außen von derselben zu entdecken. Dagegen habe ich zwischen innerer Pol- und Tochterplatte in der Regel noch einen relativ beträchtlichen Abstand konstatieren können (Fig. 20, 21).

Um den Modus der Abtrennung des ersten Richtungskörpers, der etwas variabel ist, erläutern zu können, muß ich vorher mit einigen Worten der Umwandlungen gedenken, welche die Zellsubstanz bis zu diesem Stadium durchgemacht hat. Die äußere Perivitellinschicht hat um diese Zeit ihre definitive Dicke erreicht; die Membran der Eizelle liegt derselben, wenn nicht eine Schrumpfung erfolgt ist, dicht an, ist aber stets deutlich davon zu unterscheiden. Das anfänglich ziemlich gleichmäßig verteilte Protoplasma hat sich gegen das Zentrum des Eies, welches jetzt vom Spermatozoon eingenommen wird, zusammengezogen, die homogene Substanz der Protoplasmavakuolen ist an die Peripherie gerückt und bildet hier unter der Eimembran eine ziemlich mächtige Schicht (Fig. 3, 16), nur noch von spärlichen Protoplasmasträngen durchsetzt, welche die Membran mit dem zentralen Protoplasma verbinden. Die Kernfigur, die in den meisten Fällen mit ihrer Achse genau oder annähernd in einen Eiradius fällt und mit ihrer äußeren Polplatte die Eimembran berührt, ist, wenigstens in ihrer äußeren Hälfte, von dieser homogenen Substanz umgeben. In den meisten Fällen nun, die mir zur Beobachtung gekommen sind, findet in dem Stadium der Wanderung der Tochterplatten gegen

ihre Pole ein Zufluß von Protoplasma gegen die Kernfigur statt (Fig. 20, 21), diese erfährt im Bereich der Verbindungsfasern eine leichte zirkuläre Einschnürung, und nun erscheint zwischen den beiden Tochterplatten, meist der äußeren etwas genähert, eine nach innen konvexe körnige Scheidewand, eine „Zellplatte", welche die äußere Tochterplatte mit einem Teil der Kern- und Zellsubstanz als ersten Richtungskörper abtrennt (Fig. 21, 22).

Schon nach kurzer Zeit scheint dieser nur noch aus den chromatischen Elementen zu bestehen, da die abgelösten Teile des Protoplasmas und der achromatischen Kernsubstanz alsbald homogen werden und sich so der Wahrnehmung fast völlig entziehen (Fig. 23, 24). Steht die Spindel schief zur Oberfläche (Fig. 16, 25, 26), so erfolgt der Prozeß wesentlich in der gleichen Weise; nur muß in diesem Fall die Zellplatte tiefer in das Eiinnere vorspringen, der Richtungskörper wird gewissermaßen aus dem Ei herausgeschält. Bei rein querer Lagerung der Spindel, bei der die Tochterplatten in ganz normaler Weise gebildet werden, kommt er in der Regel nicht zur Ausstoßung des ersten Richtungskörpers, eine Erscheinung, auf die ich unten eingehend zurückkommen werde. Nur ein einziges Ei mit quer gestellter Spindel ist mir zur Beobachtung gekommen, an dem eine Abtrennung wenigstens möglich erscheint. Dieses Ei ist in Figur 27 *a*, *b* dargestellt. Dasselbe hat eine Kontraktion in der Weise erfahren, daß an einer beschränkten Stelle eine tiefe Bucht entstanden ist, welche es ermöglicht, daß die eine Polplatte der Spindel direkt an die Eioberfläche angrenzt. Freilich ist es nicht ausgeschlossen, daß hier eine künstliche Schrumpfung vorliegt.

Neben dem beschriebenen Teilungsmodus, bei welchem der erste Richtungskörper sehr klein ausfällt (Fig. 21, 22), findet sich seltener ein zweiter, der in den Figuren 28 bis 31 wiedergegeben ist. Hier findet zunächst keine Beteiligung der Zellsubstanz statt; die in der peripheren homogenen Substanz suspendierte Kernfigur erfährt eine vollkommene Durchschnürung zwischen den beiden Tochterplatten (Fig. 28, 29, 30), die äußere Hälfte legt sich platt an die Membran des Eies an, die innere wird in das dichte Protoplasma zurückgezogen. Die Kernteilung ist also völlig vollendet, die beiden Tochterkerne sind bereits ziemlich weit voneinander entfernt, ehe eine Zellteilung eintritt. Diese nun vollzieht sich dadurch, daß sich die peripheren Protoplasmastränge völlig rückbilden und eine neue Zellmembran um den kontrahierten Protoplasmakörper erscheint (Fig. 31), welche somit die periphere

homogene Substanz als „innere Perivitellinschicht" gewissermaßen als einen Bestandteil des ersten Richtungskörpers mit abtrennt. In diesen Fällen erhält der erste Richtungskörper nicht nur einen sehr großen Abschnitt der alten Eimembran, sondern auch nicht selten eine nicht unbeträchtliche Menge von Zellsubstanz (Fig. 31). Allein auch ein solcher besser ausgestatteter Richtungskörper ist nicht lebensfähig, schon nach kurzer Zeit ist derselbe vollkommen homogen geworden.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden etwas verschiedenen Arten der Zellteilung besteht nicht; wir werden sehen, daß es sich auf späteren Stadien durchaus nicht mehr erkennen läßt, wie der Prozeß vor sich gegangen ist.

Da die im Ei verbleibende Tochterplatte nach innen zu noch von einer beträchtlichen Menge von achromatischer Kernsubstanz überlagert ist, während die äußere direkt an ihre Polplatte heranrückt, da ferner die Zellplatte, welche die Ablösung des ersten Richtungskörpers einleitet, in der Regel die Verbindungsfasern nach außen von ihrer Mitte durchschneidet (Fig. 22), so bleibt die Hauptmasse der achromatischen Kernsubstanz im Ei. Nach außen von den chromatischen Elementen bewahrt sie noch eine Zeit lang ihre Streifung (Fig. 22, 23, 30) und die von der Durchschnürung herrührende Kegelform, so daß man auf den Gedanken kommen könnte, diese Struktur bilde zugleich die Anfänge der zweiten Richtungsspindel. Dies ist jedoch nicht der Fall. Während die Kernsubstanz sich allmählich tiefer in das Protoplasma zurückzieht, verliert sich die Streifung im äußeren Abschnitt, die beiden chromatischen Elemente sind, annähernd in der gegenseitigen Lagerung, wie sie aus der Teilung hervorgegangen sind, ringsum von einem gleichmäßig granulierten Hof umgeben, der an die achromatische Substanz des Keimbläschens erinnert, und, zwar unregelmäßig, aber doch ziemlich scharf gegen die umgebende Zellsubstanz abgegrenzt ist (Fig. 24, 31, 32).

Nussbaum giebt in seiner ersten Abhandlung an, daß sich nach der Bildung des ersten Richtungskörpers der Kern rekonstruiere, und bildet dieses Verhalten in Fig. 31, Taf. X ab. Es fragt sich, was man unter Kernrekonstruktion verstehen will. Soll damit ausgedrückt werden, daß die im Ei verbleibende Hälfte der ersten Spindel nicht unmittelbar in die zweite Spindel übergehe, sondern die faserige Differenzierung vorher gänzlich rückgebildet werde, so muß ich Nussbaum zustimmen. Allein man versteht doch sonst unter Kernrekonstruktion etwas anderes, nämlich die Verteilung

der chromatischen Elemente im Kernraum zur Bildung eines Gerüstes. Dieser Vorgang aber fehlt bei Ascaris megalocephala sicher, die chromatischen Elemente erleiden nicht die geringste Umwandlung in dieser Richtung; wie sie aus der ersten Spindel hervorgehen, so treten sie in die zweite ein. Dies läßt sich auch aus der Zeichnung NUSSBAUM's ersehen. Auffallend an dieser Figur ist mir nur die kugelige Form der achromatischen Substanz, die an meinen Präparaten niemals zu sehen war. Allein wenn die Zeichnung NUSSBAUM's auch dem lebenden Zustand entspricht, so ändert dies nichts an der Behauptung, daß eine Kernrekonstruktion in dem oben bezeichneten Sinn nicht stattfindet.

Die zweite Spindel habe ich stets in der gleichen Weise sich ausbilden sehen, nämlich so, daß zuerst der nach der Peripherie gekehrte Abschnitt der achromatischen Substanz sich zu einem abgestumpften Kegel erhebt und deutlich faserig wird, während der nach innen von den chromatischen Elementen gelegene Teil sich noch gar nicht verändert (Fig. 33). Erst später erleidet er die gleiche Umwandlung, wobei er jedoch in seiner Ausbildung dem äußeren noch längere Zeit nachsteht (Fig. 34—36).

Die chromatischen Elemente zeigen während der Entstehung der zweiten Spindel noch immer die gleiche gegenseitige Lagerung, die sie als Tochterplatten der ersten Spindel eingenommen haben, d. h. sie liegen noch immer annähernd in einer Ebene. Diese Ebene wird zur Äquatorialebene der zweiten Richtungsspindel, oder mit anderen Worten, die neuen Pole richten sich nach der Lage der chromatischen Elemente. Dieses Verhalten ist bemerkenswert, da wir sonst umgekehrt die Spindelpole als das Primäre finden, die chromatischen Elemente aber erst sekundär in eine bestimmte Stellung zu diesen Punkten treten.

Die zweite Spindel stimmt, wenn sie völlig ausgebildet ist, in Form und Größe mit der ersten überein. Da bei der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers die achromatische Kernsubstanz eine Verminderung erfahren hat, so muß man wohl annehmen, daß dieser Verlust durch Bestandteile der Zellsubstanz ersetzt worden ist. An allen meinen Präparaten fällt die Achse der zweiten Spindel mit einem Eiradius zusammen. In der Regel rückt dieselbe von der Stelle, wo der erste Richtungskörper abgetrennt worden ist, mehr oder weniger weit ab, ob durch Wanderung im Protoplasma oder durch eine Drehung des ganzen Eies, konnte ich nicht ermitteln.

Schon zur Zeit, wo die innere Hälfte der Spindel noch nicht

vollkommen der äußeren gleicht, macht sich eine Änderung in der Lage der chromatischen Elemente bemerkbar. Während die durch die beiden Stäbchen eines jeden Elements bestimmte Ebene anfänglich auf der Spindelachse senkrecht steht (Fig. 33, 34), dreht sich das Element nun so lange um seine Längsachse, bis diese Ebene zur Spindelachse parallel gerichtet ist, also um 90°, wodurch jedes der beiden Stäbchen einem andern Pol zugekehrt wird. Diesen Vorgang kann man in allen Stadien verfolgen (Fig. 35—39). Die Drehung erfolgt bei beiden Elementen bald im gleichen, bald im entgegengesetzten Sinn, häufig ist das eine dem anderen voraus, und nicht selten findet man das eine noch in seiner ursprünglichen Lage, wenn das andere seine Bewegung bereits vollendet hat.

Das schließliche Resultat ist jedoch immer das gleiche: die Kernelemente liegen so, daß, wenn man sich die Spindel in der Äquatorialebene durchschnitten denkt, von jedem Element das eine Stäbchen in der einen, das andere in der anderen Hälfte seinen Platz hat. Meistens sind die beiden Elemente mit ihrer Längsachse einander parallel gerichtet (Fig. 39), doch können sie auch senkrecht zu einander stehen (Fig. 40). Sieht man im ersteren Fall die Spindel im Profil und zwar so, daß die beiden Elemente zur optischen Achse senkrecht stehen, so läßt sich die zweite Richtungsspindel von der ersten in gleicher Lage nicht unterscheiden (vrgl. die einander nicht völlig entsprechenden Figuren 26 und 41).

Der ganze Teilungsprozeß erfolgt nun genau wie das erste Mal: die Spindel verkleinert sich (Fig. 41, 42, 43), die Streifung wird undeutlich, wenn sie auch nicht so vollständig verschwindet, wie in der ersten Spindel, von jedem Element wird die eine Hälfte, ein einfaches Stäbchen, zur inneren, die andere zur äußeren Polplatte geführt.

Wir haben oben gesehen, daß manchmal die innere Perivitellinhülle gleichzeitig mit dem ersten Richtungskörper und gleichsam als dessen Zellsubstanz dadurch abgeschieden wird, daß nach innen von derselben eine neue Zellmembran sich ausbildet; daß dagegen in der Mehrzahl der Fälle nur ein ganz kleines Stück Zellsubstanz mit der äußeren Kernhälfte abgelöst wird. In diesem Fall berührt die Eimembran noch zu einer Zeit, wo die zweite Richtungsspindel sich ausbildet, die äußere Perivitellinhülle; nur die Stelle, wo der erste Richtungskörper seine Lage hat, zeigt eine kleine Dälle. Die homogene Substanz, welche bei dem zuerst er-

wähnten Verlauf schon seit längerer Zeit das Ei als „innere Perivitellinhülle" umgiebt (Fig. 5, Taf. I), bleibt hier von spärlichen Protoplasmasträngen durchsetzt in der Peripherie des Eileibes liegen, und die zweite Richtungsspindel liegt anfänglich in dieser Schicht. Ich habe jedoch diesen Zustand niemals bis zur Ablösung des zweiten Richtungskörpers persistieren sehen, sondern allmählich zieht sich die Eimembran von der äußeren Perivitellinhülle zurück, wobei eine entsprechende Menge homogener Substanz als innere Hülle austreten muß. Vor der Ablösung des zweiten Richtungskörpers ist diese Kontraktion so weit vollendet, daß die innere Perivitellinschicht der an anderen Eiern auf einmal abgelösten an Mächtigkeit gleichkommt. Auf diesem Stadium läßt sich nicht mehr entscheiden, wie der Prozeß vor sich gegangen ist.

Das Protoplasma hat von jetzt an ein viel dichteres Gefüge; es läßt sich deutlich als ein Gerüstwerk von körnigen Fäden erkennen, das in eine homogene Grundsubstanz eingelagert ist. Gegen das Zentrum des Eies, um das hier liegende Spermatozoon herum, wird die Protoplasmastruktur successive dichter, so daß die zentralsten Partien wie grob granuliert erscheinen.

Nachdem die Tochterelemente der zweiten Spindel die Polplatten nahezu erreicht haben, wobei die zwischen denselben liegende Kernsubstanz zu deutlichen Verbindungsfasern umgebildet worden ist (Fig. 42, 43), erscheint dicht unter der äußeren Tochterplatte eine zuerst körnige Membran (Fig. 44, 45, 46), welche ein kleines Segment des Eies als zweiten Richtungskörper abgrenzt. Die Verbindungsfasern, welche von der Peripherie gegen das Zentrum zu entweder aufgelöst werden oder sich dem Retikulum der Zellsubstanz anschließen, lassen sich noch eine Zeitlang durch die Membran hindurch verfolgen (Fig. 45, 46), bis sie schließlich gänzlich verschwinden.

Die beiden im Ei gebliebenen Stäbchen umgeben sich alsbald mit einem hellen Hof und fangen durch Aussenden von Fortsätzen an, sich in das Gerüst des „Eikerns" umzuwandeln, wovon im nächsten Heft die Rede sein soll.

Wir können nun daran gehen, die Resultate Schneider's, Nussbaum's und Carnoy's, soweit dies noch nicht geschehen ist, einer Prüfung zu unterziehen.

Schneider bildet in seiner Fig. 6 (Taf. I) eine normale erste

Richtungsspindel bei seitlicher Ansicht ab, in welcher die Achsen der beiden chromatischen Elemente annähernd in eine Gerade fallen, in Fig. 7 eine tangential gestellte Spindel vom Pol. Die Zusammensetzung eines jeden chromatischen Elements aus vier Unterabteilungen hat er nicht erkannt, obgleich die beiden citierten Figuren Spuren davon wahrnehmen lassen. Fig. 8 und 9 zeigen uns rückgebildete, aber deutlich begrenzte Spindeln, etwa meinen Figuren 17 und 18 entsprechend, Stadien, welche sowohl NUSSBAUM als CARNOY entgangen sind. Von der Teilung der offenbar schlecht konservierten chromatischen Elemente ist keine Abbildung vorhanden. SCHNEIDER gibt nur (pag. 7) an, daß der halbe Keimfleck, worunter die chromatischen Elemente zu verstehen sind, in den Richtungskörper übergehe. Fig. 10 endlich zeigt den ersten Richtungskörper abgetrennt und die zweite Richtungsspindel in Bildung begriffen, die freilich von SCHNEIDER für den Eikern im Beginn der Furchung gehalten wird.

Gegen diese Beobachtungen SCHNEIDER's bezeichnet die Darstellung NUSSBAUM's entschieden einen Rückschritt. Liest man nur, was NUSSBAUM auf Seite 168 über die Richtungskörperbildung sagt, so möchte man glauben, es sei alles in schönster Ordnung. Hier heißt es: „Die im Anfang in der Mitte der Spindel gruppierten dicken vier Fadenbogen werden der Länge nach gespalten; je vier rücken nach den Polen der Spindel.“ Das ist eine kurze Beschreibung einer regulären karyokinetischen Teilung. Betrachtet man dagegen die Abbildungen, so bekommt man von diesem Verlauf nichts zu sehen als die angeblichen Endstadien, was freilich nicht zu verwundern ist, da der Prozeß sich ganz anders vollzieht. In Fig. 28 zeichnet NUSSBAUM ein Keimbläschen, in welchem man die beiden chromatischen Elemente, das eine vom Ende, das andere etwas verschwommen im Profil erblickt, etwa meiner Fig. 7 entsprechend. Fig. 29 zeigt uns die Umbildung zur ersten Spindel; die beiden Elemente, jedes durch vier Punkte deutlich gekennzeichnet, liegen annähernd im Äquator, aber noch nicht ganz in ihrer definitiven Stellung. Von den „dicken vier Fadenbogen“, welche anfangs in der Mitte der Spindel gruppiert sein sollen, ist nichts zu sehen. Das nächste abgebildete Stadium zeigt uns gleich je vier Elemente an den Enden einer gekrümmten Spindel. So faßt wenigstens NUSSBAUM dieses Bild auf. Thatsächlich aber stellt dasselbe eine pathologisch veränderte Spindel mit A q u a t o r i a l p l a t t e dar, wie auch die Figuren 32, 33 und 34, Bilder, die wir, richtig gedeutet, bei CARNOY wiederfinden werden. Was

Nussbaum als die äquatoriale Umbiegungsstelle einer gekrümmten Spindel betrachtet, das ist in Wahrheit der eine Spindelpol; die Spindel hat sich der Länge nach in zwei Hälften gespalten, die an diesem Pol in Zusammenhang geblieben sind oder doch dicht nebeneinander liegen, während sich die anderen Enden voneinander entfernt und ihre Faserung verloren haben. Die angeblichen Tochterplatten sind die beiden vier- oder zweiteiligen chromatischen Elemente der Äquatorialplatte, je nachdem wir es mit der ersten oder zweiten Spindel zu thun haben. Es ist hieraus ohne weiteres verständlich, daß Nussbaum von dem behaupteten Entwickelungsgang weder frühere Stadien, welche die Wanderung der Tochterelemente vom Aquator zu diesen scheinbaren Polen enthielten, noch spätere, welche die Abtrennung der Richtungskörper darstellten, zeichnen konnte. Den gleichen Irrtum weisen die Abbildungen der zweiten Abhandlung auf; auch hier sind die angeblichen Spindeln mit Tochterplatten nichts anderes, als verdorbene Spindeln mit Äquatorialplatte.

Bessere Resultate scheint Nussbaum bei Säurebehandlung erhalten zu haben, wenn er (pag. 528 der zweiten Abhandlung) sagt, daß van Beneden das Stadium übersehen habe, in welchem die anfangs tangential gestellte Spindel sich verkürzt und wieder in einen Eiradius einstellt. „Die unfärbbaren Spindelfasern bleiben von da bis fast zur völligen Abschnürung des Richtungskörpers als radial zur Eioberfläche gestellte Striche sichtbar, an deren Polen sich die färbbaren Elemente befinden.“ Hier beschreibt Nussbaum ohne Zweifel das wirkliche Endstadium der Teilung (entsprechend meinen Figuren 20 und 43), Abbildungen hierzu sind jedoch nicht vorhanden, besonders aber scheint der entscheidende Punkt, Stadien der Wanderung der Tochterplatten zu den Polen auch hier nicht konstatiert worden zu sein.

Denn daß die von Nussbaum beschriebenen Endstadien nicht ohne allen Zweifel eine typische Karyokinese voraussetzen, das beweist uns Carnoy, der die gleichen Bilder in ganz anderer Weise entstehen läßt. Wir haben Carnoy's Beschreibung bis zur fertig ausgebildeten ersten Spindel verfolgt, bis wohin seine Figuren, abgesehen von den Protoplasmastrahlungen und von der Struktur der beiden Chromatingruppen mit den meinigen übereinstimmen. Auch die chromatischen Elemente zeigen, wie wir gesehen haben, an einigen seiner Abbildungen die von mir konstatierte regelmäßige Anordnung. Carnoy stellt auf Seite 23 den Satz auf, daß die Spindel vom Anfang ihres Auftretens an der Länge nach aus zwei

Hälften zusammengesetzt sei, deren jede eine Chromatingruppe enthält, und die meist von Anfang an durch einen bei seitlicher Ansicht spindelförmigen hyalinen Raum von einander getrennt sind, während sie an den Polen noch mit einander in Zusammenhang stehen. Dieses Verhalten bildet die Einleitung zu dem von Carnoy behaupteten Teilungsmodus und ist deshalb besonders zu beachten. Die Zweiteilung der Spindel in Beziehung zu den chromatischen Elementen ist auch an meinen Präparaten zum Teil in der Weise ausgedrückt, daß die achromatische Figur im Querschnitt zwischen den beiden Elementen biskuitförmig eingeschnürt erscheint (Fig. 15). Niemals jedoch habe ich an Eiern, die im übrigen normal waren, hier eine völlige Kontinuitätsunterbrechung gefunden; stets war der ganze zwischen den Chromatinelementen gelegene Raum, wenn auch in geringerer Mächtigkeit, von Spindelfasern durchzogen (Fig. 14, 16). Ich erblicke deshalb in den von Carnoy beschriebenen zweiteiligen Figuren die ersten Andeutungen zu einer krankhaften Veränderung, die sich nun immer mächtiger ausbildet und von Carnoy für die normale Weiterentwickelung gehalten wird.

„Wir haben soeben gesehen", heißt es auf Seite 25, „daß die Chromatinstäbchen ihre Lage im Äquator beibehalten. Nichtsdestoweniger entfernen sich die beiden Gruppen voneinander, nämlich seitlich in der Richtung ihrer Verbindungslinie, wobei jede ihre Spindelfasern mit sich nimmt und sich manchmal sehr weit von der Achse der ursprünglichen Figur entfernt." Ist der hierdurch auf die Polplatten ausgeübte Zug genügend, so reißt die Spindel an einem Pol auseinander. Die Polplatte zerfällt in zwei oder mehr Stücke, auch auf der anderen Seite kann eine Zerreißung eintreten. So entstehen, wie ein Blick auf die Carnoy'schen Tafeln lehrt, die allermannigfaltigsten Bilder; von jener Gesetzmäßigkeit, die wir sonst bei der Kernteilung zu sehen gewohnt sind, ist hier keine Rede mehr. Zum Teil stimmen die Figuren mit den von Nussbaum abgebildeten überein, so Fig. 42 und 83, wie schon Carnoy hervorhebt.

Carnoy wundert sich darüber, daß weder van Beneden, noch Nussbaum von seinen „offenen Spindeln" und deren Spaltungen berichten. Es hätte ihn jedoch diese Thatsache neben manchen anderen auf den Gedanken bringen können, daß er es hier mit Kunstprodukten zu thun hat.

Während der genannten Umbildungen, wobei auch die schon oben besprochenen mannigfaltigen Protoplasmastrahlungen zur

Ausbildung kommen, ist die karyokinetische Figur an der Oberfläche des Eies angekommen. Nun erleidet sie eine völlige Rückbildung: die ganze achromatische Figur, Spindelfasern und Strahlungen verschwinden, meist ohne die geringste Spur zurückzulassen, die beiden Chromatingruppen liegen, gerade wie vor Ausbildung der Spindel, direkt in gewöhnlicher Zellsubstanz. Damit ist für CARNOY die Kernteilung vollendet. Nach einiger Zeit, während welcher sich die beiden Gruppen unter Umständen einander wieder mehr genähert haben, tritt zwischen ihnen eine neue, sie verbindende Streifung auf, „eine Art von Verbindungsfasern", CARNOY's fuseau de séparation. Gleichzeitig ordnen sich die Stäbchen der beiden Gruppen zu zwei parallelen Platten von je vieren und erwecken so den Eindruck von Tochterplatten. Die äußere derselben wird mit einem Teil der Zellsubstanz als erster Richtungskörper abgetrennt.

Das Resultat des Vorgangs ist also dies: Eine der beiden aus je vier Stäbchen bestehenden Chromatingruppen (tache de WAGNER) wird ganz und wie sie von Anfang an bestanden hat, ausgestoßen, während die andere im Ei verbleibt.

Diese letzteren vier Stäbchen liegen zunächst frei im Protoplasma. Die erste Vorbereitung zur Bildung des zweiten Richtungskörpers besteht darin, daß sich dieselben in zwei Gruppen von je zwei Stäbchen sondern. Weitere Veränderungen (Teilung) gehen nicht an ihnen vor. Nachdem die zwei neuen Gruppen eine gewisse Entfernung voneinander erreicht haben, erscheint mit ihrer Achse senkrecht zur Verbindungslinie derselben die zweite Spindel. Wie das erste Mal finden sich offene Spindeln und eine noch reichere Ausbildung der Protoplasmastrahlung. Die beiden lateralen Spindelhälften können entweder vereint bleiben oder auseinander weichen, wobei die mannigfaltigsten Bilder entstehen. Die beiden Chromatingruppen, im Äquator gelegen, wobei die beiden Stäbchen einer jeden in verschiedener Weise orientiert sein können, erleiden keine Veränderung.

Nachdem die komplizierte achromatische Figur eine Zeit lang bestanden hat, verschwindet sie vollständig, die beiden Chromatingruppen liegen wie das erste Mal direkt im Protoplasma, und wie dort, so wird auch hier die eine, wie sie ist, nachdem verbindende Fasern aufgetreten sind, vom Ei als zweiter Richtungskörper abgeschnürt.

Das Wesen der Eireifung ließe sich also mit CARNOY in die Worte zusammenfassen: es wird der eine Keimfleck ganz und von dem anderen die Hälfte aus dem Ei entfernt.

Carnoy betrachtet diesen Teilungsmodus als Karyokinese; denn wenn sich derselbe auch in vielen Punkten von der gewöhnlichen Teilung entferne, so sei ja überhaupt der karyokinetische Prozeß den mannigfaltigsten Variationen unterworfen: „les phénomènes caractéristiques de la caryocinèse sont variables et inconstants; aucun d'eux n'est essentiel". Allein es steht sehr schlimm um diese Lehre, wenn wir die Zuverlässigkeit ihrer sonstigen Stützen nach der Richtigkeit des hier mit so großer Ausführlichkeit und Sicherheit vorgetragenen Entwicklungsganges beurteilen dürfen.

Der von Carnoy behauptete Verlauf weicht so sehr von dem von mir beschriebenen ab, daß vielleicht Zweifel entstehen könnten, ob es wirklich das gleiche Objekt ist, welches uns beiden vorgelegen hat. Die Übereinstimmung vieler unserer Figuren, vornehmlich was die Anordnung des Chromatins betrifft, dürfte zwar von vornherein geeignet sein, solche Zweifel zu verscheuchen. Für die erste Richtungsspindel habe ich bereits einige der Carnoy'schen Abbildungen als den meinigen vollkommen entsprechend zitiert; völlig übereinstimmend mit meinen Präparaten sind ferner die Teilungsstadien der Fig. 56, 57, 62, annähernd die Fig. 66, 67 und 68, endlich die meisten Figuren der zweiten Richtungsspindel, jedoch nur in bezug auf die chromatische Substanz.

Ist es schon im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß die gleichen Bilder zwei ganz verschiedenen Entwicklungsarten angehören sollten, so läßt sich überdies die Unrichtigkeit des von Carnoy behaupteten Verlaufs aus seinen eigenen Tafeln beweisen.

Das kurze Schema, auf welches sich jede karyokinetische Teilung im Tier- und Pflanzenreich bis jetzt zurückführen läßt, ist gegeben: 1) in der Ausbildung einer parallelfaserigen Figur von Spindel- oder Tonnenform, 2) in der Lagerung des chromatischen Kernmaterials, soweit dessen Menge dies zuläßt, im Äquator der achromatischen Figur, 3) in der Spaltung einer jeden der chromatischen Portionen in zwei Hälften, von denen jede gegen einen anderen Pol geführt wird.

Mit diesem Entwicklungsgang stimmt der Carnoy'sche in den ersten zwei Punkten völlig überein; der dritte dagegen würde bei ihm ganz anders lauten, oder vielmehr, er würde ganz hinwegfallen, indem die Chromatinstäbchen schon längst in zwei Gruppen gesondert sind, von denen jede für sich die Grundlage eines der beiden Tochterkerne darstellen soll. Was bei der gewöhnlichen Karyokinese als das Resultat der komplizierten Prozesse erscheint,

die Trennung des Chromatins in zwei Hälften, das ist bei dem CARNOY'schen Verlauf bereits im ruhenden Keimbläschen vorhanden.

Auf Seite 47 ruft CARNOY, nachdem er die mannigfach gespaltenen Spindeln und die Protoplasmastrahlungen besprochen hat, aus: „Quel travail que celui de la cinèse!“ — „Und doch, möchte man hinzufügen, führt diese Arbeit zu nichts.“ Man betrachte z. B. die Figuren 64 und 94, die eine vor der Bildung der zweiten Richtungsspindel, wo die vier im Ei zurückgebliebenen Stäbchen noch direkt im Protoplasma liegen und bereits zu zwei Gruppen auseinandergerückt sind, die andere, wo die zweite Spindel mit ihren Strahlungen in Rückbildung begriffen ist. Zwischen diesen beiden Bildern liegt die ganze, durch 30 Figuren repräsentierte „Arbeit“, und doch unterscheiden sie sich, wenn in Fig. 94 die Spindel völlig verschwunden sein wird, wie es nach CARNOY eintritt, in keinem einzigen Punkt voneinander, wenigstens in keinem, auf den CARNOY Gewicht legt.

Wir sind nicht allein gewohnt, die Ausbildung, Veränderung und das Verschwinden der achromatischen Teilungsfigur mit bestimmten Phasen der Umwandlungen, welche die chromatischen Elemente erleiden, verknüpft zu sehen, sondern es liegen auch bereits beachtenswerte Versuche vor, welche die Trennung der sich spaltenden Äquatorialplatte in die Tochterplatten als das Resultat von Bewegungen innerhalb der achromatischen Substanz auffassen.

Daß nun die bei CARNOY in der gleichen Weise wie sonst als Spindel auftretende achromatische Figur, die die gleichen Beziehungen zu den chromatischen Elementen aufweist wie in anderen Fällen, hier auf einmal in ganz anderer Weise sich verhalten soll, ist im höchsten Grade unwahrscheinlich. Denn wenn auch CARNOY sagt: „La cinèse aurait pour but de séparer l'élément nucléinien en deux groupes égaux“, so ist dies einmal eine Trennung in ganz anderer Richtung, nämlich seitlich, und zweitens ist diese Behauptung mit den CARNOY'schen Figuren völlig in Widerspruch. Ich verweise nur wieder auf Fig. 64, wo vor Ausbildung der Spindel die beiden Gruppen bereits ebenso weit voneinander entfernt sind als nach dem Verschwinden derselben. Die ganze achromatische Figur kann eben, wie gesagt, bei dem von CARNOY behaupteten Verlauf überhaupt keinen sichtbaren Zweck haben.

Viel schwerer als diese Betrachtungen fällt der Umstand ins Gewicht, daß CARNOY nicht imstande ist, eine Serie von Bildern zu geben, von denen das eine aus dem andern mit Evidenz, ich möchte sagen, mit Notwendigkeit, hervorginge. Ich will dabei

ganz schweigen von den in der verschiedensten Weise erfolgenden Spaltungen der Spindel, überhaupt von der Mannigfaltigkeit in den Bildern der achromatischen Figur, von denen jedes gewissermaßen seinen eigenen Weg geht. Man kann, da dies alles wieder spurlos verschwinden soll, ohne daß die verschiedenen Anordnungen irgend einen specifischen Effekt hätten, hier gleichgültige Variationen annehmen, wenn wir auch sonst in dieser Hinsicht eine bis ins kleinste gehende Konstanz anzutreffen gewohnt sind.

Anders dagegen verhält es sich an jenem Punkt der Entwicklung, wo die entscheidenden Stadien miteinander zu verknüpfen sind. Dies wäre für CARNOY jenes Stadium, wo zwischen den beiden Chromatingruppen nach dem Verschwinden der Spindel die verbindenden Fasern auftreten. Hier müßte durch eine kontinuierliche Folge von Bildern der Beweis geliefert werden, daß die an den Enden der neuen faserigen Figur gelegenen zwei Chromatingruppen mit den beiden früheren, schon im Keimbläschen vorhandenen, identisch sind.

Obgleich nun CARNOY sagt: „Ce qui est certain, c'est que l'un des groupes nucléiniens est expulsé tel qu'il est", so hat er doch den Beweis für diese Behauptung nicht erbracht, ja nicht einmal einen Versuch gemacht, denselben zu führen.

Dies zeigt sich besonders deutlich bei der Bildung des ersten Richtungskörpers. Während die beiden Gruppen vor der Ausbildung der Verbindungsfasern als dicht gedrängte Haufen von vier Stäbchen gezeichnet werden, die in der verschiedensten Weise zu einander orientiert sind, erscheinen sie im nächsten Stadium (Fig. 56, 57) als zwei parallele Platten, indem die vier Stäbchen jeder Gruppe in eine Ebene ausgebreitet sind. Wie aber diese Änderung zustande kommt, davon finden wir bei CARNOY keine Andeutung.

Von besonderem Interesse ist die Fig. 56, welche vollkommen mit meinen Fig. 25 und 27 *b* übereinstimmt. Dieses Bild, welches an der Stelle, wo es hin gehört, mit Stillschweigen übergangen wird, ist das einzige einigermaßen entscheidende des ganzen Buches, e n t s c h e i d e n d a l l e r d i n g s g e g e n CARNOY. Es muß schon eine große Voreingenommenheit dazu gehören, wenn man im Besitz von Präparaten, wie Fig. 31, 32 einerseits, Fig. 56 anderseits, und bekannt mit den Thatsachen, welche die Untersuchungen über Zellteilung allerorts an das Licht gebracht haben, nicht einmal an die Möglicheit eines typisch verlaufenden Prozesses denkt.

Wie schon in der Einleitung gesagt, konnte ich durch plötzliches Abtöten der Eier das Vorkommen der außergewöhnlichen CARNOY'schen Bilder ausschließen, und damit den Nachweis führen, daß dieselben pathologischer Art oder sonst Kunstprodukte sind. Dieser Beweis ist vollgültig, nachdem im Vorhergehenden gezeigt worden ist, daß sich aus jenen Bildern ein lückenloser Entwicklungsgang nicht zusammenstellen läßt, daß also die an sich unwahrscheinliche Annahme einer Variabilität des Prozesses ausgeschlossen ist.

Es kann nach all dem Gesagten wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Bilder CARNOY's aus solchen, wie ich sie beschrieben habe, entstanden sind und auf solche zurückgeführt werden müssen, wonach ihre Deutung keine Schwierigkeit macht. Gemeinsam ist den meisten eine ungenügende Konservierung, sowohl was die Zellsubstanz, als auch die chromatische und achromatische Kernsubstanz betrifft. In letzterer Hinsicht ergiebt sich, daß die CARNOY'sche Präparationsmethode die achromatische Kernsubstanz nur im Zustand der faserigen Differenzierung deutlich nachweisen läßt, während dieselbe im Ruhezustand meist verschwindet. So erklären sich die Angaben, daß vor der Umbildung des Keimbläschens in die erste Spindel Kern- und Zellsubstanz sich vollständig mischen, daß vor und nach Ausstoßung eines jeden Richtungskörpers die chromatischen Stäbchen eine Zeitlang direkt von Zellsubstanz umgeben sind. Weiterhin zeigen die meisten Präparate eine schlechte Konservierung der chromatischen Elemente, indem die chromatischen Brücken zwischen den vier zusammengehörigen Stäbchen nirgends gezeichnet oder erwähnt sind (vielleicht mit Ausnahme der Fig. 19 *a*), und die gesetzmäßige Anordnung derselben in den meisten Fällen eine beträchtliche Störung erlitten hat. Zu beachten ist, daß an den Präparaten von der Bildung des zweiten Richtungskörpers die Elemente viel besser erhalten sind, so daß selbst die oben beschriebene Drehung derselben aus den Zeichnungen CARNOY's erkannt werden kann. Alle Bilder von offenen und gespaltenen Spindeln sind pathologisch und einfach aus dem Entwicklungsgang zu streichen. Normal, wenigstens in Bezug auf die achromatische Figur, sind erst wieder die Figuren 43, 44, welche die Verkleinerung der ersten Spindel darstellen; die völlige Rückbildung derselben, wie sie in den Figuren 51, 52, 53 gezeichnet ist, existiert nicht. Dagegen ist Fig. 52 eine von den wenigen, welche die normale Anordnung der chromatischen Elemente erkennen lassen. An diese reiht sich die

völlig normale Fig. 56, welche die auseinanderweichenden Tochterelemente mit ihren Verbindungsfasern auf einem Stadium zeigt, in welchem dieselben die deutlich sichtbaren Polplatten noch nicht erreicht haben. Auch die folgenden Stadien bis zur Ausstoßung des ersten Richtungskörpers stimmen mit den meinigen überein, wie ja auch im Text die Ähnlichkeit dieser Figuren mit den Endstadien der typischen Karyokinese hervorgehoben wird.

Von der Teilung, die zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führt, findet sich zwischen dem Stadium der fertigen Äquatorialplatte (Fig. 75) und demjenigen, welches die Tochterplatten bereits an den Polen zeigt (Fig. 95), kein einziges Zwischenglied; denn die Fig. 94, welche die Rückbildung der Spindel veranschaulichen soll, bezieht sich, wie die Lagerung der chromatischen Elemente zu dem sichtbaren Pol beweist, auf die Entstehung derselben und entspricht etwa meinen Figuren 33 und 34.

b. Typus van Beneden.

Diese Art von Eiern wurde, wie in der Einleitung erwähnt ist, nur von VAN BENEDEN auf die Bildung der Richtungskörper untersucht, auch von ihm jedoch nicht ausschließlich; vielmehr hat er beim Studium der Bildung des zweiten Richtungskörpers, zum Teil wenigstens, Eier vor sich gehabt, welche dem im vorigen Abschnitt beschriebenen Entwicklungsgang angehören, wie auch seine Präparate der Befruchtung und Furchung von dieser letzteren Art stammen.

Ich beschränke mich bei der Beschreibung der Reife-Erscheinungen dieser Eier lediglich auf die Kernfigur, speciell auf das Chromatin und die Beziehungen desselben nach Lage und Bewegung zur Spindel. Denn die Veränderungen der Zellsubstanz (Bildung der Perivitellinhüllen etc.) verhalten sich wie bei der anderen Art, das feinere Detail der Entstehung und Rückbildung der Spindel war ich nicht genau genug zu verfolgen imstande, um darüber bestimmte Angaben machen zu können. Für meinen nächsten Zweck, den Nachweis einer typischen karyokinetischen Teilung, sind diese Verhältnisse von keiner Bedeutung.

Ich beginne die Darstellung auch hier mit dem Stadium der Kopulation der Geschlechtszellen. Das Keimbläschen ist zu dieser Zeit noch kugelig, von einer deutlichen Membran umgeben, und enthält alles Chromatin in einem einzigen Körper vereint, der, seinen Schicksalen gemäß, schon jetzt als chromatisches Element

bezeichnet werden mag. Dieser Körper ist aus zwei ganz differenten Substanzen zusammengesetzt, einer in Karmin sich nicht färbenden von kugeliger oder ellipsoider Gestalt, und einer intensiv färbbaren, welche die erstere in größerer oder geringerer Ausdehnung umhüllt (Taf. III, Fig. 1). Die chromatische Substanz bildet jedoch nicht einen Mantel oder eine Kappe von gleichmäßiger Stärke, sondern sie ist zu einer Anzahl kugeliger oder halbkugeliger Portionen abgerundet, die in Zwischenräumen voneinander dem achromatischen Körper aufsitzen und durch eine dessen Oberfläche in dünner Schicht überziehende chromatische Lamelle in Zusammenhang stehen. Die Zahl dieser chromatischen Kugeln beträgt stets acht, wovon man sich bei gewisser Lagerung des Elements schon durch Wechsel der Einstellung, außerdem stets durch Rotieren des Eies überzeugen kann.

An den meisten Präparaten ist die gegenseitige Lagerung der acht Kugeln eine sehr regelmäßige, indem dieselben annähernd die Ecken eines Würfels bilden. Sieht man diesen von einer seiner Flächen, so erkennt man vier im Quadrat zusammengeordnete Kugeln (Fig. 1 *c*); doch geben nur zwei einander opponierte Seiten dieses Bild in voller Klarheit, wogegen an den vier anderen die Kugeln paarweise enger untereinander in Zusammenhang stehen, so daß hier eher das Bild zweier paralleler, biskuitförmig eingeschnürter Stäbchen entsteht. Sieht man auf eine Kante des Würfels, so erscheinen zwei parallele Platten, aus je drei Kugeln bestehend, von denen die mittlere höher liegt und durch die entsprechende darunter gelegene intensiver gefärbt zu sein scheint (Fig. 1 *b*). Diese Bilder hat auch van Beneden vor sich gehabt und bereits die Zusammensetzung des Elements aus acht Kugeln daraus geschlossen. Wie gesagt, ist nichts leichter, als an ein und demselben Ei durch Drehung diese Zahl stets festzustellen und die verschiedenen Ansichten zu erhalten.

Der Mittelpunkt des aus den chromatischen Kugeln gebildeten Würfels fällt durchaus nicht mit dem Zentrum des achromatischen Körpers zusammen, sondern dieser, meist länglich-eiförmig, ragt halbkugelig aus der einen Fläche des Würfels nackt hervor (Fig. 1 *c*). Auch jener oben beschriebene, die einzelnen Kugeln verbindende, dünne, chromatische Überzug fehlt hier. Außer dem chromatischen Element enthält das von einer deutlich doppelt konturierten Membran umschlossene Keimbläschen eine leicht granulierte achromatische Substanz und meist ein achromatisches, kugeliges Körperchen. Von dem „Prothyalosoma“, das an den van

BENEDEN'schen Eiern den Keimfleck umgiebt und welches im weiteren Verlauf bei ihm eine so große Rolle spielt, habe ich weder auf diesem Stadium, noch später die geringste Spur wahrgenommen.

Die Bildung der ersten Richtungsspindel habe ich nicht verfolgt. So viel ist jedoch sicher, daß das chromatische Element während dieser Zeit keine wesentlichen Umwandlungen erfährt. Wie wir es im ruhenden Keimbläschen verlassen haben, so finden wir es in der ersten Richtungsspindel wieder. Nur jene oben schon erwähnte engere Zusammengehörigkeit von je zwei Kugeln hat sich stärker ausgebildet, so daß wir von jetzt an nicht mehr von acht Kugeln, sondern von vier Stäbchen sprechen müssen, welche die Kanten eines kurzen, vierseitigen Prismas darstellen. Das Element nimmt in der ausgebildeten Spindel stets eine ganz bestimmte Lagerung ein, nämlich so, daß zwei Stäbchen auf der einen, zwei auf der anderen Seite der Äquatorialebene sich finden. Betrachtet man also die Spindel vom Pol, so erblickt man zwei dieser Unterabteilungen, die zwei anderen sind durch diese verdeckt. Das gleiche Bild erhält man bei gewisser seitlicher Ansicht der Spindel (Fig. 2); dreht man aber dieses Ei um einen der Spindelachse parallelen Durchmesser um 90°, so erscheinen die vier zu einem Quadrat geordneten Kugeln, die Enden oder Querschnitte der vier Stäbchen (Fig. 3, 4, 5).

Hat man die Spindel im optischen Längsschnitt vor sich, so sieht man häufig, wie von dem chromatischen Element ein achromatischer Fortsatz ausgeht, der in der Äquatorialebene verlaufend sich bis zur Oberfläche der Spindel erstreckt. In manchen Fällen ist dieser Stiel ziemlich dick und kurz (Fig. 3), in anderen lang und entsprechend feiner (Fig. 2, 4, 5). Es liegt wohl nahe, ihn mit dem achromatischen Teil des Elements, den wir im ruhenden Keimbläschen kennen gelernt haben, zu identifizieren.

Die Spindel bietet weder in ihrer Form, noch in ihrer Struktur irgend auffallende Besonderheiten dar. Die Pole sind entweder Punkte oder Platten; eine Protoplasmastrahlung fehlt. Eine Modifikation erleidet die achromatische Figur nur in jenem Bereich, wo sie von dem Fortsatz des chromatischen Elements durchzogen wird; hier erhebt sich ihre Oberfläche zu einer äquatorialen Kante (Fig. 2, 3, 4, 5), die im optischen Längsschnitt als Winkel erscheint, dessen Seiten, d. h. die zu den Polen ziehenden Konturen, nicht selten in einer konkaven Krümmung verlaufen. Das Bild erinnert an VAN BENEDEN's „figure ypsiliforme“, die auch ohne

Zweifel dieser Anordnung ihre Entstehung verdankt. Zugleich möchte ich die Aufmerksamkeit auf die Übereinstimmung lenken, welche die in den Figuren 3, 4 und 5 wiedergegebenen Spindeln mit denen der anderen Eiart (Fig. 14 und 16) aufweisen. Man braucht diese letzteren nur der Länge nach zu halbieren, um bis ins Detail die Spindel des VAN BENEDEN'schen Typus zu erhalten.

Die axialen Spindelfasern setzen sich jederseits an das chromatische Element fest, sie bestehen also aus zwei Hälften, die erst durch Vermittelung jenes Körpers in Zusammenhang gebracht werden. An einzelnen Präparaten läßt sich dies sehr deutlich wahrnehmen, so an Fig. 6*b*, wo an jedes Stäbchen sich der Länge nach sechs Fäden ansetzen, die an ihren Fixationspunkten das Chromatin zu Spitzen emporziehen, ja, wie es scheint, im ganzen Bereich des Stäbchens eine Art Kannellierung bedingen. Diese axialen Spindelfasern übertreffen an Stärke weit die übrigen, welche den Äquator ohne Unterbrechung passieren; nur wo der achromatische Balken die Spindel durchsetzt, scheinen die Fasern sich an diesen anzusetzen.

Die Spindel zeigt zur Oberfläche die verschiedensten Lagebeziehungen: sie steht mit ihrer Achse bald tangential, bald radial, bald schief. Vor der Teilung wird jedoch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine vollkommen oder annähernd radiale Stellung erreicht; wenigstens habe ich nur einige wenige vorgeschrittenere Teilungsfiguren gesehen mit einer ausgesprochen schiefen Lagerung der Figur.

Die Teilung des chromatischen Elements vollzieht sich durch eine im Äquator erfolgende Spaltung, durch welche zwei Doppelstäbchen gebildet werden, welche zu entgegengesetzten Polen wandern. Der Beginn der Teilung giebt sich darin zu erkennen, daß die vier Stäbchen nicht nur in der Richtung der Spindelachse, sondern auch seitlich etwas auseinanderrücken, wodurch das vorher mehr kompakte Element ein lockeres Gefüge gewinnt (Fig. 7*a*); dabei erfahren die einzelnen Stäbchen eine starke, jederseits nach den Polen zu konkave Krümmung (Fig. 7*b*). Hat man eine Spindel auf diesem Stadium im Profil vor sich, und zwar so, daß man die vier Stäbchen im Querschnitt erkennt, so sieht man sowohl die Seiten als auch die Diagonalen des auf diese Weise gebildeten Quadrats oder Rechtecks durch feine intensiv chromatische Fädchen eingenommen, welche jedes Stäbchen mit jedem der drei anderen in direkte Verbindung setzen (Fig. 7*a*). Die vollkommene

Übereinstimmung dieses Bildes mit jenen, die wir von den entsprechenden Stadien des CARNOY'schen Typus kennen gelernt haben, braucht kaum hervorgehoben zu werden.

Es ist schwer zu sagen, wann und in welcher Weise diese Verbindungsbrücken sich ausbilden. Sie könnten schon viel früher vorhanden, aber durch die dichte Lagerung der vier Stäbchen verdeckt gewesen sein. Erinnern wir uns, daß die acht Kugeln, welche im ruhenden Keimbläschen dem achromatischen Körper aufsitzen, durch eine feine Chromatinschicht miteinander zusammenhängen, so besteht die Möglichkeit, daß die Fädchen durch eine Spaltung und Kontraktion dieser Schicht entstanden sind.

Jedenfalls ergiebt sich das eine, daß wir auf allen Stadien, wo eine Entscheidung möglich ist, die einzelnen das Element zusammensetzenden Portionen zu einem chromatischen Ganzen vereinigt finden, daß also bei der Trennung der beiden aus je zwei Stäbchen bestehenden Tochterelemente eine wirkliche Teilung des Chromatins stattfinden muß. Während die Tochterelemente auseinander weichen, bleiben die chromatischen Verbindungsbrücken zwischen denselben noch eine Zeitlang bestehen (Fig. 8 *a*, *b*). Wie die letztere Figur, aber auch Fig. 76 lehrt, verlaufen dieselben nur zwischen den mittleren Abschnitten der vier Stäbchen. Die beiden gekrümmten Stäbchen jedes Tochterelements richten ihre Konkavität dem zugehörigen Pol zu und sind auf dieser Seite zu feinen Spitzen ausgezogen, so daß die im übrigen Bereich scharfe Begrenzung hier verschwommen erscheint. Die axialen Spindelfaserhälften, welche an die äußere Fläche jedes Tochterelements herantreten, haben eine deutliche Modifikation erlitten. Sie machen den Eindruck, als wären sie zu einem kompakten Körper zusammengebacken, in welchem eine grobe, aber undeutliche Streifung noch sichtbar ist.

Obgleich ich die aus meinen Untersuchungen sich ergebenden Betrachtungen über die Mechanik der Teilung auf einen allgemeinen Abschnitt verschiebe, möchte ich doch hier kurz hervorheben, wie diese ganze Anordnung sofort verständlich wird, wenn wir die Teilung als das Resultat einer Kontraktion der an das chromatische Element sich ansetzenden Spindelfaserhälften betrachten, wodurch zunächst das veränderte Aussehen dieser Fasern sich erklärt. Weiterhin muß durch diese Kontraktion eine Dehnung in der chromatischen Figur hervorgerufen werden, die sich auf alle Teile derselben erstreckt. Die Verbindungsfäden zwischen den beiden Tochterelementen, als die am meisten nachgiebigen Teile,

werden stark in die Länge gezogen, die beiden Stäbchen werden mit ihren Enden den Polen mehr genähert, als in ihrem mittleren Abschnitt, wo der durch die Verbindungsbrücken vermittelte Zug der anderen Seite zur Wirkung kommt, und ihre Oberfläche wird an jenen Stellen, wo die Spindelfasern sich ansetzen, zu Zacken emporgezogen.

Bei dem weiteren Auseinanderweichen der Tochterelemente verschwinden allmählich die chromatischen Verbindungsfädchen, und die Oberfläche der Stäbchen erhält wieder eine allseitig scharfe Kontour; die hufeisenförmige Krümmung dagegen bleibt bestehen. So finden wir sie schließlich ganz nahe an den Polen der Spindel (Fig. 9 *a*, *b*), die sich inzwischen in ihrer Längsrichtung beträchtlich verkürzt und an Dicke zugenommen hat. Die Spindelfasern, welche gleichmäßig den ganzen Raum, auch zwischen den Tochterplatten, einnehmen, ein Verhalten, dessen Ausbildung mir nicht klar geworden ist, erscheinen jetzt als „Verbindungsfasern." Nun tritt in der Äquatorialebene oder etwas nach außen von derselben eine anfangs zarte Grenze auf, welche das äußere Tochterelement mit einem kleinen Teil des Eileibes als ersten Richtungskörper abtrennt.

Im Ei ist eine aus zwei durch chromatische Brücken verbundenen Stäbchen bestehende Platte zurückgeblieben (Fig. 10), welche alsbald von einer zweiten Spindel umschlossen wird. Die weitere Entwicklung vollzieht sich nun in zweierlei Weise, ohne daß zwischen diesen beiden Modifikationen ein prinzipieller Unterschied zu konstatieren wäre; in beiden Fällen gelangt jedes der zwei Stäbchen zu einem anderen Pol. Das eine Mal wird diese Spaltung in der Weise vorbereitet, wie wir es bei der Richtungskörperbildung der anderen Ei-Art kennen gelernt haben. Das chromatische Element, welches anfänglich mit seinen beiden Unterabteilungen in der Äquatorialebene der Spindel liegt, wird um seine Längsachse so lange gedreht (Fig. 11), bis jedes Stäbchen auf einer anderen Seite der Äquatorialebene sich befindet (Fig. 12 *a*, *b*). Die seitliche Ansicht der Spindel zeigt bei gewisser Lagerung die Enden der Stäbchen, welche in die Verbindungslinie der beiden Pole fallen; dreht man um 90°, so läßt sich das Bild (Fig. 12 *b*) von der gleich orientierten ersten Spindel (Fig. 2 und 6 *b*) nicht unterscheiden. Dabei zeigt sich wieder ein sehr interessantes Verhalten der Spindelfasern. Die Spindel ist zur Zeit, wo die Chromatinplatte noch in der Äquatorialebene liegt, nur in der Peripherie gleichmäßig gefasert, der axiale Teil ist

nur von wenigen Fasern durchzogen, welche eine sehr bemerkenswerte Anordnung erkennen lassen (Fig. 11). Sieht man nämlich in der Richtung der Achse, um welche die Drehung erfolgen wird, auf die Spindel, so kann man mit vollster Sicherheit konstatieren, daß jedes der beiden Stäbchen nur mit e i n e m Pol in Verbindung steht, mit demjenigen, zu welchem es später gelangen soll. An das eine der beiden Stäbchen treten nur von dem einen Pol her Fasern heran, die dem anderen Pol zugekehrte Seite und der ganze hier gelegene Teil der Spindel ist völlig faserfrei, das andere Stäbchen zeigt die umgekehrten Beziehungen zu den beiden Polen. Denken wir uns, wie oben, diese Fasern mit Kontraktilität begabt und sich wirklich kontrahierend, so ist die erfolgende Drehung der Chromatinplatte eine mechanische Notwendigkeit; die durch die Fasern und Stäbchen repräsentierte zweimal rechtwinkelig gebogene Linie (Fig. 11) muß schließlich zu einer geraden werden, welche mit der Spindelachse zusammenfällt (Fig. 12 *a*).

Jedenfalls liefert uns der Prozeß den evidenten und an anderen Objekten viel schwieriger zu erbringenden Beweis, daß es Fälle giebt, in denen d i e S p i n d e l f a s e r n o d e r e i n T e i l d e r s e l b e n n i c h t k o n t i n u i e r l i c h v o n e i n e m P o l z u m a n d e r n z i e h e n , s o n d e r n a u s z w e i H ä l f t e n b e s t e h e n , d i e e r s t d u r c h d i e V e r m i t t l u n g d e r c h r o m a t i s c h e n E l e m e n t e i n Z u s a m m e n h a n g g e b r a c h t w e r d e n.

Ist die definitive Lage erreicht, so erfolgt die Trennung der beiden Tochterstäbchen genau wie das erste Mal (Fig. 15), so daß es unnütz wäre, eine Beschreibung davon zu geben.

Fig. 16 giebt ein Bild von der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers. Die Tochterstäbchen haben die Spindelpole nicht erreicht: zwischen ihnen hat sich eine breite Spindel von Verbindungsfasern entwickelt, welche im Äquator von einer deutlichen Zellplatte durchsetzt wird. Das Bild zeigt eine große Übereinstimmung mit vielen Zellteilungsfiguren pflanzlicher Gewebe.

In anderen Fällen vollzieht sich die Teilung des chromatischen Elements in etwas abweichender Weise. Die beiden der Länge nach aneinander liegenden und miteinander durch chromatische Brücken verbundenen Stäbchen weichen an dem einen Ende auseinander, während sie mit dem anderen in Zusammmenhang bleiben, und stellen so schliesslich einen einfachen Faden dar (Fig. 13), der in seiner Mitte eine Unterbrechung zeigt, als wäre er in einer Querteilung begriffen. Die eine Hälfte steht mit dem äußeren, die andere mit dem inneren Spindelpol durch Fasern in

Verbindung. Fig. 14 zeigt dieses Verhalten auf einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium, auf welches direkt die Trennung der beiden Tochterelemente zu folgen scheint. Dieses eigentümliche Verhalten, welches auf den vorgerückteren Stadien eine Querteilung des chromatischen Elements vortäuscht, ist, wie wir unten sehen werden, im Tierreich weiter verbreitet.

In beiden Fällen erhält der zweite Richtungskörper ein einfaches Stäbchen, ein gleiches wandelt sich in das Gerüst des Eikerns um (Fig. 17).

Indem ich nun von diesen Resultaten aus zu einer Besprechung des von van Beneden aufgestellten Entwickelungsganges übergehe, habe ich in erster Linie die Übereinstimmung einer großen Zahl unserer Figuren hervorzuheben. Van Beneden zeichnet die Zusammensetzung des Keimfleckes aus Kugeln und zieht bereits den Schluß, daß sich die verschiedenen Bilder nur durch die Annahme erklären lassen, daß acht Kugeln vorhanden sind. Desgleichen stimmen seine Zeichnungen des chromatischen Elements in der ersten Richtungsspindel mit den meinigen überein. So erkennt man in Fig. 16 (Taf. XIV) und in Fig. 1 (Taf. XV) die vier Stäbchen von den Enden, während in den meisten übrigen Figuren der Taf. XV, meinen Figuren 2 und 6*b* entsprechend, nur zwei Stäbchen der Länge nach zu erkennen sind. Auch die Verbindungsbrücken zwischen den vier Stäbchen hat van Beneden an manchen Präparaten wahrgenommen, aber nicht entscheiden können, ob sie chromatisch sind oder nicht (pag. 201). Ich habe schon oben hervorgehoben, daß wenigstens die gemäßigteren Formen der „figure ypsiliforme“, wie diese z. B. durch die Fig. 18 (Taf. XV) repräsentiert wird, sich gut an meine Figuren 2, 3, 4 und 5 anschließen. Schließlich zeigen auch die in Fig. 14—18 dargestellten Endstadien der Teilung keine wesentliche Abweichung von meinen entsprechenden Präparaten.

Ich glaube, daß bei der Übereinstimmung solcher spezifischer Details, die den karyokinetischen Figuren ein ganz eigenartiges Gepräge verleihen, ein Zweifel an der Identität unserer Objekte nicht bestehen kann. Es spricht also von vornherein unsere ganze Erfahrung dafür, daß auch der Entwickelungsgang, welcher diese einzelnen Figuren in Beziehung zu einander bringt, stets der gleiche sein werde.

Nach van Beneden verläuft derselbe, kurz gesagt, in folgender Weise: Die Spindel stellt sich tangential und liegt schließlich direkt unter der Eioberfläche, wo sie durch gewisse Umbildungen in einen linsenförmigen Körper (Discus) übergeht, in welchem die Faserung verschwindet und einer feinen Granulierung Platz macht. Schließlich ist der ganze Discus kaum mehr vom umgebenden Protoplasma zu unterscheiden. Nun erfolgt die Teilung des Chromatins in eine äußere und eine innere Hälfte, also in bezug zur Lage der verschwundenen Spindel durch ein seitliches Auseinanderweichen der Tochterelemente. „Ce n'est pas l'un des pôles du fuseau qui est éliminé; mais dans le plan équatorial que se fait l'élimination."

Dieser Modus der Bildung des ersten Richtungskörpers wird durch eine Reihe von Bildern belegt, in der sich kaum eine Lücke nachweisen läßt. Wir haben bei Besprechung der Carnoy'schen Arbeit gesehen, daß dort bei der Annahme eines seitlichen Auseinanderweichens der beiden Chromatingruppen ein Sprung gemacht werden muß, um zu den Endstadien der Teilung zu gelangen, und darin zugleich ein Mittel kennen gelernt, das Irrtümliche dieser Anschauung zu erweisen. Im vorliegenden Fall dagegen ist dieser Prüfstein nicht anwendbar. Denn hier müssen die Endstadien der Teilung, was das Chromatin betrifft, die gleichen Bilder liefern, mag man nun das aus den vier Stäbchen bestehende Element durch die Äquatorialebene oder durch eine (allerdings bestimmte) die Spindelachse enthaltende Ebene halbieren. Van Beneden's Teilungsmodus würde ebenso gut zu den von ihm gezeichneten Endstadien führen, als der von mir beschriebene.

Wir müssen daher seine vermittelnden Bilder auf ihren Wert prüfen. Dabei ergibt sich zunächst die gewiß auffallende Thatsache, daß sich unter den Figuren van Beneden's einige finden, aus denen sich ein ganz normaler Verlauf des Prozesses zusammenstellen läßt. Schließt man an Fig. 20 (Taf. XV) der Reihe nach die Fig. 14, 21, 15 und 18 der Tafel XVI, so erhält man alle nötigen Stadien einer typischen karyokinetischen Teilung.

In Fig. 20 (Taf. XV) fällt die Spindel in einen Eiradius, in der gleichen Lage, nur bedeutend verkürzt, finden wir sie in Fig. 14 (Taf. XVI). Daran schließen sich ungezwungen Fig. 21 und die übrigen.

Es ist merkwürdig, daß van Beneden auf diese Bilder nicht aufmerksam geworden ist.

Die citierte Fig. 14, welche als Übergangsstadium von Fig. 20

(Taf. XV) zu Fig. 21 (Taf. XVI) die Ausstoßung eines Poles, also den gewöhnlichen Verlauf der Karyokinese, meiner Meinung nach, beweist oder doch wenigstens im höchsten Grade wahrscheinlich macht, finde ich in seinem Werke gar nicht erwähnt.

Seine Anschauung stützt sich wesentlich auf die oberflächliche tangentiale Lagerung der Spindel, die sich hier rückbilden soll. Was diese Stellung der Spindel betrifft, so möchte ich hierüber Beobachtungen anführen, die ich an Eiern, die kalt mit Alkohol oder Pikrin-Essigsäure behandelt waren, sehr häufig gemacht habe, besonders an den Eiern des CARNOY'schen Typus. Man bekommt hier viele Präparate zu Gesicht, in denen, offenbar durch die Einwirkung des Reagens, Verlagerungen der Spindel eingetreten sind, derart, daß dieselbe förmlich wie ein Fremdkörper aus dem Ei herausgestoßen wird und nun möglichst oberflächlich in tangentialer Richtung unter der Perivitellinhülle sich findet. Während sonst die Faserung stets aufs beste erhalten ist, erscheinen diese Spindeln sehr kompakt und fast homogen, eine Erscheinung, die normalerweise erst bei der Verkürzung der Spindel kurz vor der Teilung eintritt. Solcher Art mögen die hierher gehörigen Bilder VAN BENEDEN's zum Teil sein, in welcher Vermutung mich einige Stellen in seiner Beschreibung bestärken. Auf Seite 219 heißt es: „toute la figure devient plus sombre est plus homogène“ und auf Seite 222: „l'on pourrait croire qu'il (le fuseau) a été expulsé en dehors du vitellus“.

Was ferner die völlige Rückbildung der Spindel in dieser Stellung betrifft, so ist dieselbe durchaus nicht bewiesen. Denn die Figuren 3, 4 und 5 auf Tafel XVI, die dieses Verhalten veranschaulichen sollen, machen ganz den Eindruck, als seien es Pol-Ansichten von Spindeln, wie solche in den Figuren 22 und 23 (Tafel XV) und Figur 2 (Tafel XVI) dargestellt sind.

Meine Argumentation ist also kurz gefaßt folgende: die extreme oberflächliche Lagerung der Spindel ist wahrscheinlich Kunstprodukt, ihre Rückbildung in dieser Lage ist nicht bewiesen. Besitzt die Spindel wirklich normal jene Lage, so ist einmal die Möglichkeit gegeben, daß sie sich, wie bei anderen Eiern, so lange dreht, bis sie mit ihrer Achse in einen Eiradius fällt (Fig. 19 und 20, Taf. XV), worauf dann die Teilungsstadien (Fig. 14, 21, 15 etc. Taf. XVI) folgen, oder daß eine normale Kernteilung ohne Drehung erfolgt, wie ich eine solche, allerdings für die andere Eiart, unten beschreiben werde.

Kürzer kann ich mich über die Bildung des zweiten Richtungs-

körpers aussprechen; hier läßt VAN BENEDEN die Teilung wesentlich durch eine Spaltung der Spindel in zwei Seitenhälften sich vollziehen, wie wir eine solche bei CARNOY kennen gelernt haben. Um die Reihe von Bildern, aus denen dieser Verlauf konstruiert wird, zu charakterisieren, bediene ich mich am besten VAN BENEDEN's eigener Worte (pag. 256): „Le second fuseau de direction présente, dans les préparations à l'alcool, un tel degré de complication qu'il est extrèmement difficile, malgré la netteté des images, d'interpréter tous les détails de structure que l'on distingue. Il est tout aussi difficile de se rendre un compte exact de la succession des phénomènes." Wer die hierher gehörigen Abbildungen VAN BENEDEN's gesehen hat, wird diesen Satz gerne bestätigen.

Man kann dem Buche des belgischen Forschers, das, was die Feinheit der Beobachtung und die Verwertung des Gesehenen betrifft, ein wahres Musterwerk genannt zu werden verdient, den Vorwurf nicht ersparen, dass jegliche Kritik, ob das Beobachtete auch normal sei, in demselben fehlt. VAN BENEDEN geht mit einer Sicherheit zu Werke, als hätte er alles, was er beschreibt, im lebenden Zustand gesehen. Die Frage, die sich der Forscher im Organischen, sobald er mit Reagentien arbeitet, bei jedem Schritt vorlegen muß: entspricht das Präparat dem Leben — wird nirgends gestellt.

Und gerade VAN BENEDEN lagen Thatsachen genug vor, welche ihm die ernstlichsten Bedenken gegen die Zuverlässigkeit seiner Bilder hätten erwecken sollen. Er selbst berichtet uns auf Seite 255, daß die Salpetersäure- und die Alkoholpräparate beträchtliche Verschiedenheiten aufweisen, desgleichen sind die anhangsweise besprochenen Alkoholpräparate von den zuerst beschriebenen sehr abweichend. Und zwar sind dies nicht lediglich Differenzen der Konservierung, wie sie sonst vorkommen, sondern man erkennt hier deutlich, daß in den einzelnen Fällen das noch lebende Objekt sich in verschiedener Weise verändert haben muß, ehe die Fixierung erfolgt ist.

Ich habe schon oben erwähnt, daß VAN BENEDEN beim Studium der Bildung des zweiten Richtungskörpers beide Arten von Eiern vor sich gehabt hat. Die Figuren 15—18 (Taf. XVII), die der Tafel XVIII, XVIII bis und die Figuren 1—2 (Taf. XIX) gehören dem CARNOY'schen Typus an, während die übrigen, wenigstens zum Teil, von solchen Eiern stammen, bei denen VAN BENEDEN die Bildung des ersten Richtungskörpers untersucht hat. Wie bei der ersten Spindel, so stimmen auch hier die Stadien mit Äquatorial-

platte und jene mit getrennten Tochterplatten mit den meinigen im wesentlichen überein. Schiebt man zwischen die VAN BENEDEN'schen Figuren 16, 17 (Taf. XVII), 1, 2, 3 (Taf. XIX) einerseits und Fig. 3 und 4 (Taf. XVIII bis) andererseits meine Figuren 41 und 42 (Taf. II) ein, so ist der typische Verlauf der karyokinetischen Teilung hergestellt, zugleich aber durch diese zwei Stadien eine viel bessere Verbindung zwischen seinen citierten Figuren gewonnen als durch seine eigenen Zwischenstadien. Diese sind sicher zum Teil (Fig. 1 und 2, Taf. XVIII), vielleicht sämtlich, nur in verschiedener Ansicht und Ausbildung seitlich gespaltene Spindeln, wie wir solche bei NUSSBAUM und CARNOY in variabelster Ausbildung kennen gelernt haben, und über deren pathologische Natur wohl kein Zweifel mehr bestehen kann, nachdem ich nachgewiesen habe, daß sie an den durch Hitze abgetöteten Eiern völlig fehlen.

Wir kommen so zu dem Schluß, daß die Befunde VAN BENEDEN's ebensowenig wie diejenigen CARNOY's imstande sind, eine Abweichung der Richtungskörperbildung bei Ascaris megalocephala vom Schema der Karyokinese wahrscheinlich zu machen, geschweige denn zu beweisen.

c) Abnormes und Pathologisches.

Auf die pathologischen Figuren, soweit sie durch die Einwirkung unserer Reagentien verursacht sind, im Einzelnen einzugehen, liegt nicht in meiner Absicht; dieselben sind zu mannigfach wechselnd, um sich von einem gemeinsamen Gesichtspunkt aus betrachten zu lassen. Nur ein Punkt scheint wenigstens den Anfangsstadien durchaus gemeinsam zu sein, nämlich die Tendenz zu einer Längsspaltung der Spindel, worin ja CARNOY und zum Teil auch VAN BENEDEN den Teilungsvorgang erkennen zu müssen glaubten. Bei dem CARNOY'schen Typus rücken die beiden chromatischen Elemente seitlich auseinander, wobei sich die Spindel zunächst in gleicher Richtung verbreitert. Ein solches Bild habe ich in Fig. 19 (Taf. III) in *a* im optischen Längsschnitt, in *b* im Äquatorialschnitt dargestellt. Bei ersterer Ansicht sieht man zwar noch den ganzen Raum von Spindelfasern durchsetzt; allein die Polansicht zeigt wie in der Mitte eine Spaltung sich vorbereitet. Die Figur besteht aus zwei lateralen Hälften, die unter einem stumpfen Winkel miteinander vereinigt sind. Zugleich tritt in den beiden Hälften eine zu den Spindelfasern senkrechte Streifung

deutlich hervor. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß einige dieser Figur ganz ähnliche Bilder NUSSBAUM's und CARNOY's, welche von ersterem als gebogene Spindeln mit Tochterplatten, von letzterem als gespaltene Spindeln, die an dem einen Pol noch in Zusammenhang stehen, aufgefaßt werden, nur solche polare Ansichten noch wenig modificierter Figuren darstellen.

Die gleiche Tendenz zu einer seitlichen Trennung habe ich bei dem VAN BENEDEN'schen Typus in der ersten Richtungsspindel wahrgenommen (Fig. 18, Taf. III). Die Figur spaltet sich in zwei seitliche Hälften, die an den Polen in Zusammenhang bleiben und einen hyalinen Raum zwischen sich schließen. Jede Hälfte enthält das halbe chromatische Element, also 2 Stäbchen, die keinerlei sichtbare Verbindung mehr mit denen der anderen Seite aufweisen. Weiter als bis zu dem beschriebenen und gezeichneten Stadium habe ich den Prozeß niemals schreiten sehen. Interessant ist an diesem Fall die Halbierung des chromatischen Elements, die in einer Richtung erfolgt, wie wir sie normalerweise erst bei der zweiten Teilung sich vollziehen sehen.

Wichtiger als diese durch den Einfluß äußerer Agentien herbeigeführten pathologischen Erscheinungen sind einige andere vom typischen Verlauf abweichende Prozesse, die durch eigentümliche Verhältnisse oder einen Mangel im Ei selbst bedingt sind, und für die die Grenze zwischen „abnorm" und „pathologisch" schwer zu ziehen ist. Alle meine Beobachtungen in dieser Richtung stammen von Eiern des CARNOY'schen Typus. Einige schließen sich an schon Bekanntes an. Es sind dies Fälle von Verschleppung chromatischer Elemente bei der Trennung der Tochterplatten. STRASBURGER [1]) hat zuerst an den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva die Beobachtung gemacht, „daß bei der Trennung der Kernplattenelemente in ihre beiden Hälften häufig einzelne Elemente, statt gegen den Pol zu rücken, im Äquator der Spindel verbleiben." Diese rekonstruieren sich dann selbständig zu einem sehr kleinen Kern. Einen ganz ähnlichen Fall beschreibt RABL [2]), wenn auch bei seinem isolierten Befund die Verknüpfung seiner beiden hierher gehörigen Figuren (16 und 17, Taf. X) nicht so sicher ist als bei STRASBURGER.

Sowohl bei der Bildung des ersten, als auch des zweiten

---

1) STRASBURGER, Über den Teilungsvorgang der Zellkerne etc. Bonn, 1882, pag. 22.

2) RABL, Über Zellteilung. Morph. Jahrb. Bd. X, 1885, pag. 292.

Richtungskörpers habe ich eine derartige Verschleppung von Kernelementen beobachten können; allerdings nie, wenigstens nie unzweifelhaft, im Verlauf des Prozesses selbst, sondern nur in den Endstadien, in denen ein Stäbchen nicht an dem Ort gefunden wird, wohin es gehört, sondern anderswo liegt, was ja bei der geringen und ganz konstanten Zahl derselben und infolge des Umstandes, daß man die beiden Schwesterkerne stets nebeneinander liegen hat, mit Leichtigkeit festgestellt werden kann.

Ein solcher Fall ist in Fig. 53 (Taf. II) von der Bildung des ersten Richtungskörpers wiedergegeben. Der Richtungskörper ist abgetrennt, die im Ei zurückgebliebenen Elemente liegen in dem gleichmäßig granulierten Hof achromatischer Substanz, der noch keine Andeutung der zweiten Spindel erkennen läßt. Normalerweise sollten hier zwei Doppelstäbchen sich finden, zwei gleiche im Richtungskörper. Allein dieser enthält nur ein Doppelstäbchen und daneben ein einfaches, im Ei dagegen erkennt man die normalen zwei Doppelelemente, daneben aber gleichfalls ein einfaches Stäbchen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieses Stäbchen die fehlende Hälfte des im Richtungskörper gelegenen einfachen Stäbchens darstellt, welche abnormer Weise im Ei zurückgeblieben ist. Da es nicht mit einem der beiden Doppelelemente des Eies in Verbindung steht, so scheinen die Tochterplatten zuerst normal gebildet und dann erst von dem einen Element der äußeren durch einen Mangel in der Teilungsmechanik die eine Hälfte ins Ei zurückgezogen worden zu sein. Es wäre sehr interessant, zu sehen, wie sich dieses Stück im weiteren Verlauf verhält. Allein ich habe bis jetzt trotz besonderer Aufmerksamkeit kein Folgestadium auffinden können.

Ganz die gleiche Erscheinung habe ich mehrmals bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers konstatieren können. Ein derartiges Ei ist in Figur 55 (Taf. II) dargestellt. Hier ist im zweiten Richtungskörper nur ein Stäbchen vorhanden, es muß also ein sonst ausgestoßenes im Ei zurückgeblieben sein. Das Ei ist im Stadium der ausgebildeten Vorkerne und enthält drei Kerne: den Spermakern, den Eikern und dicht neben diesem einen etwa halb so großen Kern, der offenbar aus dem abnormerweise zurückgebliebenen Stäbchen sich gebildet hat. Es erhebt sich hier wieder die Frage, wie diese Verschleppung zustande gekommen ist. Es ist denkbar, daß sich bei einem der beiden Doppelelemente der zweiten Richtungsspindel die Trennung nicht vollzogen hat, daß das ganze Paar ins Ei zurückgezogen worden ist. Dieses

Paar würde den großen Kern gebildet haben, der demnach dem normalen Eikern nicht entspräche. Oder die Teilung der beiden Stäbchenpaare erfolgte regulär, die beiden inneren Tochterelemente lieferten, wie gewöhnlich, den großen Eikern, außerdem wurde aber noch eines der beiden äußeren zurückbehalten, welchem der kleinere Kern seine Entstehung verdankt. Ich halte die letztere Möglichlichkeit für die wahrscheinlichere. In einen zweiten Teil dieser Studien vorgreifend, kann ich bemerken, daß alle drei Kerne an der Bildung der ersten Furchungsspindel sich beteiligen.

Schließlich gehört zu den besprochenen Erscheinungen noch ein Fall, in dem ein zweiter Richtungskörper überhaupt nicht vorhanden ist, obgleich das Ei in jenem Stadium abgetötet wurde, wo Ei- und Spermakern ihre volle Ausbildung erlangt haben. Dieses Ei, welches in Fig. 54 abgebildet ist, enthält anstatt zwei drei annähernd gleich große Kerne: den Spermakern, den normalen Eikern und noch einen zweiten Eikern, der offenbar aus den sonst im zweiten Richtungskörper ausgestoßenen Elementen sich gebildet hat.

Von großem Interesse ist ein sehr häufiger abnormer Entwicklungsverlauf, der dadurch charakterisiert ist, daß nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird. Ich habe diesen Modus der Eireifung an mehr als 50 Eiern in allen Stadien verfolgen können, von den ersten Anfängen an bis zur ersten Furchung, in der seine Konsequenzen stets noch zu erkennen sind.

Dieser Entwicklungsgang tritt dann ein, wenn die erste Richtungsspindel genau tangential, also parallel zur Eioberfläche gestellt ist. Es erfolgt eine ganz normale Kernteilung (Fig. 47 und 48, Taf. II), allein zu einer Zellteilung, zur Bildung eines ersten Richtungskörpers kommt es nicht; wie es scheint, weil die beiden Kernhälften völlig symmetrisch zur Zellsubstanz liegen, so daß eine Zellteilung zwei gleich große Tochterzellen liefern müßte. Es bleiben also beide Tochterplatten im Ei, wie Fig. 49 lehrt, für die man mit Bestimmtheit behaupten kann, daß es nicht mehr zu einer Ausstoßung der einen Kernhälfte kommen kann; denn von „Verbindungsfasern", die stets bis nach der Ablösung des ersten Richtungskörpers persistieren, ist keine Spur mehr zu entdecken, auch haben die beiden Tochterplatten bereits ihren Parallelismus aufgegeben, sie sind sowohl unter sich, als auch zu denen der anderen Seite nicht unbeträchtlich verschoben. Der Hof achromatischer Kernsubstanz, in den dieselben eingebettet sind, zeigt zwar an der nach innen gerichteten Seite noch eine deutliche Furche,

als Andeutung einer versuchten Halbierung, dagegen hat er in seinem äußeren Abschnitt einen kegelförmigen Fortsatz gebildet, von dessen der Oberfläche des Eies anliegender Spitze eine deutliche divergierende Streifung nach innen zieht. Es ist dies der äußere Pol einer neuen Spindel, deren Achse auf der alten senkrecht steht. Man findet diese Eier in jenem Teil des Uterus, wo bei normaler Entwicklung der erste Richtungskörper ausgestoßen ist und die zweite Richtungsspindel sich zu bilden beginnt. Als solche haben wir auch die in unseren Eiern jetzt entstehende Spindel aufzufassen. In Fig. 50 sehen wir dieselbe etwa auf dem Stadium, welches für den regulären Verlauf durch die Fig. 34 repräsentiert wird, in Fig. 51, welche den Figuren 39 und 40 entspricht, ist die Spindel fertig gebildet. Wie sonst die z w e i Doppelelemente, so werden in unserem Falle alle v i e r aus der ersten Teilung hervorgegangenen Doppelstäbchen in den Äquator der achromatischen Figur eingeordnet, so zwar, daß von jedem Element das eine Stäbchen dem äußeren, das andere dem inneren Pol zugekehrt ist. Meist ist die Lagerung eine solche, daß, wenn man sich in die Äquatorialebene ein Quadrat gelegt denkt, jedes Element die Mitte einer Quadratseite einnimmt (Fig. 51). Ein solches Bild, ohne Zweifel in der nämlichen Weise entstanden, findet sich auch bei Carnoy in Fig. 39 (Taf. II). Nun erfolgt eine ganz reguläre Teilung, von jedem der vier Doppelstäbchen wird die eine Hälfte in einem großen einzigen Richtungskörper abgetrennt, die anderen vier Stäbchen bleiben im Ei und bilden den Eikern. Die Eier, welche diese Teilung erleiden, finden sich stets im Verein mit solchen, welche den z w e i t e n Richtungskörper bilden. Sie sind, abgesehen von der Kernfigur, von den normalen Eiern nicht im geringsten verschieden; die Bildung der beiden Perivitellinhüllen und die allmählichen Wandlungen im Habitus des Eikörpers und des Spermatozoons, das alles zeigen sie in ganz der gleichen Weise, wie jene Eier, welche in der Bildung des zweiten Richtungskörpers auf dem gleichen Stadium stehen wie diese abnormen in der Bildung ihres einzigen. Fig. 52 stellt ein Ei dieser Entwicklungsreihe dar, von welchem der aus vier einfachen Stäbchen bestehende Richtungskörper bereits abgetrennt ist, während die vier im Ei zurückgebliebenen, von einer Membran umgeben, sich in das Gerüst des Eikerns umzuwandeln beginnen. Diese Eier erfahren, wie wir im nächsten Teil sehen werden, eine ganz normale Befruchtung und Furchung.

Zum Schluß möge noch ein Ei erwähnt werden, welches, an-

statt einen zweiten Richtungskörper zu bilden, sich in zwei gleich große Tochterzellen geteilt hatte, so daß man auf den ersten Blick ein Furchungsstadium vor sich zu haben glaubt. Jede der beiden Tochterzellen enthält zwei Stäbchen, die eine außerdem noch das Spermatozoon (Fig. 56). Dieses Ei, oder richtiger gesagt, diese zwei Eier, sind, wie viele andere des gleichen Individuums, noch dadurch merkwürdig, daß sich bei der Ausbildung von Ei- und Spermakern die Kernvakuole nicht um die chromatischen Elemente, sondern neben denselben bildet, während diese, dicht neben ihrer Vakuole, unverändert in der Zellsubstanz liegen.

B. Ascaris lumbricoides.

Die Reifeerscheinungen dieser Eier habe ich bereits kurz beschrieben [1]) und ich würde, bei der Übereinstimmung des Prozesses mit dem anderer Eier, nur eine kleine Ergänzung zu dem bereits Gesagten hier für nötig finden, wenn nicht mittlerweile eine Arbeit von CARNOY [2]) über Eireifung und Furchung einiger Nematoden erschienen wäre, welche auch dieses Objekt umfaßt.

Die Beschreibung, die CARNOY von dem Verlauf der Eireifung bei Ascaris lumbricoides giebt, ist so fundamental abweichend von meinen Befunden, zugleich so sehr im Widerspruch mit allen Erfahrungen über Zellteilung, mit Ausnahme jener, die CARNOY selbst gemacht hat, daß ich eine eingehende, mit Abbildungen belegte Schilderung des von mir konstatierten Verlaufs nicht für überflüssig halte.

Die Eier von Ascaris lumbricoides sind nach meinen Erfahrungen viel leichter zu behandeln, als diejenigen von Ascaris megalocephala. Pathologische Bilder, wie bei diesen, habe ich hier nie gesehen. Alkohol von 30 und 70 % hat mir stets die besten Resultate, wenigstens in bezug auf die chromatischen Elemente, geliefert. Viel ungünstiger als Ascaris meg. ist unser Objekt dagegen in bezug auf die Größen- und Zahlenverhältnisse. Als Demonstrationsobjekte für schwache Vergrößerung, wozu die Eier des Pferdespulwurms ein so vorzügliches Material bilden, sind die von Ascaris lumbricoides nicht zu brauchen.

In der „Wachstumszone“ der Eiröhren zeigt das allmählich

---

1) Sitz.-Ber. der Ges. f. Morph. u. Phys. in München, II. Bd., 1886.

2) La Cellule, tom. III, fasc. I.

sich vergrößernde Keimbläschen den Bau eines typischen ruhenden Kernes: ein sehr zartes chromatisches Gerüst, dem exzentrisch ein achromatischer Nucleolus eingelagert ist; zur Bildung eines Keimflecks kommt es nicht.

In jenen Eiern, welche der Ablösung von der Rachis nahe sind, nimmt das Keimbläschen allmählich eine andere Struktur an. Das Chromatin zieht sich aus dem gleichmäßigen Reticulum auf eine Anzahl von stärker färbbaren Inseln zusammen, die zum großen Teil, vielleicht alle, der Membran des Keimbläschens angeschmiegt sind (Fig. 1, Taf. IV). Im Innern wird ein äußerst zartes achromatisches Gerüst sichtbar. Allmählich nehmen die chromatischen Inseln eine bestimmtere Form an; in Eiern, welche zur Aufnahme des Spermatozoons reif sind, erscheinen sie stets als kurze Stäbchen, die aufs deutlichste eine Querteilung erkennen lassen, indem jedes aus zwei chromatischen Körnern besteht, die durch ein achromatisches Verbindungsstück zusammengehalten werden (Fig. 2 und ff.). Ihre Zahl beträgt ungefähr 24.

Für das Studium der Bildung der Richtungsspindel sind die Eier von Ascaris lumbricoides infolge der Kleinheit des Keimbläschens kein günstiges Objekt. Was ich darüber ermitteln konnte, scheint sich den entsprechenden Vorgängen bei Ascaris megalocephala (Typus Carnoy) enge anzuschließen. Das Keimbläschen des ausgewachsenen Eies zeigt bei beiden Arten im wesentlichen den gleichen Grad von Differenzierung, es ist bei beiden von einer deutlichen Membran umschlossen, welche die chromatischen Elemente, so wie sie in die erste Spindel eintreten sollen, fertig gebildet enthält und von einem achromatischen Gerüst erfüllt ist. Diese Substanz jedoch zeigt bei den Eiern von Ascaris meg. ein sehr dichtes Gefüge, sie erscheint wie grob granuliert und kompakter als das Protoplasma, bei denen von Ascaris lumbricoides dagegen ist sie äußerst zart, in Nelkenöl sogar nahezu verschwindend, so daß das Keimbläschen den Eindruck einer Vakuole macht. Damit scheint mir eine Differenz zusammenzuhängen, die sich in den folgenden Stadien zu erkennen giebt. Das Volumen des Keimbläschens von Ascaris meg. nimmt bei der Umbildung zur Spindel nicht ab, bei Ascaris lumb. dagegen geht mit der Spindelbildung eine ganz beträchtliche Schrumpfung des Keimbläschens Hand in Hand, wobei die achromatische Substanz successive ein immer dichteres Gefüge erlangt.

Ich schließe daraus, daß im ruhenden Keimbläschen der letzteren Art die entsprechende Menge achromatischer Substanz auf

einen größeren Raum verteilt ist, daß das Keimbläschen von Ascaris lumb. relativ größer ist, als dasjenige von Ascaris meg.

In den Figuren 3—13 habe ich eine Serie von Umbildungsstadien dargestellt. Das ruhende Keimbläschen liegt in dem vakuolenhaltigen Protoplasma, das wie aus größeren und kleineren Kugelschalen zusammengekittet erscheint. Auf dem optischen Schnitt macht dieses Fachwerk den Eindruck eines Netzes mit größeren und kleineren rundlichen Maschenräumen. Einzelne Fäden desselben setzen sich an die Membran des Keimbläschens an; es läßt sich nicht entscheiden, ob sie mit derselben ein Continuum bilden, etwa der STRASBURGER'schen Anschauung gemäß, wonach die Kernmembran nur eine differenzierte Rindenschicht des Protoplasmas ist, oder nicht.

Der Kern beginnt zunächst in seiner Begrenzung unregelmäßig zu werden. An einer oder an mehreren Stellen, bald an entgegengesetzten Enden, bald benachbart, zeigt die Membran konkave Dällen, welche den Kernraum verkleinern und demselben sofort ein kompakteres Aussehen verleihen (Fig. 3 und 4). Man kann sich diesen Prozeß am besten so vorstellen, daß die an das Keimbläschen angrenzenden Vakuolen demselben Flüssigkeit entziehen und dadurch wachsend gegen den Kernraum vordringen, dessen achromatische Teilchen infolgedessen dichter aneinander rücken müssen.

Die weitere Entwicklung besteht lediglich in einer progressiven Fortbildung dieser Anfänge. Die Buchten, die gegen den Kern vordringen, werden nach und nach zahlreicher, seine Gestalt infolgedessen immer unregelmäßiger (Fig. 5, 6, 7).

Meist zeigt sich jedoch ein Durchmesser den anderen an Länge beträchtlich überlegen. Je mehr dieser Prozeß fortschreitet, um so kleiner wird der Kern, um so dunkler sein Inhalt; er nimmt mehr und mehr den Ton der Kernmembran an, so daß diese schließlich nicht einmal mehr als eine dichtere Rindenschicht wahrzunehmen ist. In Fig. 5 ist die Membran des Keimbläschens an der unteren Seite noch ziemlich deutlich als dunklere Linie zu erkennen, während sie im übrigen Teil bereits verschwunden ist.

Diese unregelmäßigen Figuren erinnern entschieden an die Spindelbildung bei Asc. meg.; die hier so deutlich ausgeprägte streifige Differenzierung habe ich jedoch bei Asc. lumb. in diesem Stadium nicht wahrnehmen können, woran die Kleinheit des Objektes schuld sein mag.

Eine Abgrenzung der Kernsubstanz vom Protoplasma ist nicht

möglich, die Zacken und Spitzen des Kerns scheinen kontinuierlich in das Fachwerk der Zellsubstanz überzugehen.

Gleichzeitig mit der beschriebenen Umbildung des kugeligen, vakuolenartigen Keimbläschens in einen kompakten, amöboid aussehenden Körper vollzieht sich eine Dislocierung der chromatischen Elemente, in der Weise, daß die zum größten Teil oder sämtlich an der Innenseite der Membran gelegenen Stäbchen auf einen kleinen Raum in der Mitte der achromatischen Figur zusammengedrängt werden (Fig. 5, 6, 7, 8). Eine Analyse des Chromatins auf diesem Stadium ist unmöglich; es könnte sowohl ein Haufen einzelner Körner als ein kontinuierlicher, dicht zusammengewundener Faden vorliegen, und nur der Umstand, daß vorher die charakteristischen Doppelstäbchen vorhanden waren und daß diese Stäbchen in der fertigen Spindel genau in derselben Weise und in der gleichen Zahl wieder zum Vorschein kommen, berechtigt uns zu der Behauptung, daß sie während dieser Zeit, äußerlich wenigstens, keine Umwandlung erfahren.

Allmählich tritt die Spindelform des achromatischen Körpers deutlicher hervor, indem die seitlichen Zacken und Kanten sich rückbilden und nur zwei opponierte Zipfel bestehen bleiben (Fig. 8 und 9). Ist dieses Stadium erreicht, so ändert sich das Aussehen der Figur, sie vergrößert sich, nimmt eine regelmäßige Spindelform an, wird bedeutend lichter und läßt eine leichte faserige Differenzierung erkennen (Fig. 10). Bei diesem Aufquellen werden die chromatischen Elemente wieder auseinandergetrieben und mehr oder weniger weit im Raum der Spindel verteilt. Hieran schließen sich dann Bilder, wo sie, mit ihrer Längsrichtung der Spindelachse parallel, von beiden Seiten her der Äquatorialebene zustreben (Fig. 11), bis sie hier zu einer äußerst regelmäßigen Platte angeordnet sind (Fig. 13). Betrachtet man eine solche Spindel vom Pol (Fig. 12), so sieht man, wie die chromatischen Elemente ziemlich gleichmäßig im Bereich einer kreisförmigen oder unregelmäßig begrenzten Fläche verteilt sind. Hier ist es sehr leicht, eine Zählung vorzunehmen. Wie im ruhenden Keimbläschen, so habe ich auch hier meistens die Zahl 24 erhalten, allein einige Male auch 25. Es ist unter Umständen schwer zu entscheiden, ob man ein Korn als ein oder zwei Elemente zu rechnen hat.

Im Profil tritt die Querteilung aufs deutlichste hervor. Die achromatischen Halbierungsstellen aller Elemente liegen genau in der Aquatorialebene, so daß man schon jetzt den Eindruck von zwei parallelen, dicht aneinander gelegten Platten erhält.

Die Spindel ist mittlerweile an die Oberfläche des Eies gestiegen und fällt meistens mit ihrer Achse in einen Eiradius; doch ist auch eine schiefe Stellung nicht ganz selten (Fig. 19).

Wie bei Asc. meg. (Typus Carnoy), so geht auch hier dem Auseinanderweichen der Tochterplatten eine Verkürzung und überhaupt Verkleinerung der achromatischen Figur voraus, die Spindel nimmt Tonnenform an, die Faserung verschwindet. In den Figuren 14, 15 und 16 ist die Wanderung der Tochterelemente zu den Polen in verschiedenen Stadien dargestellt. Der Prozeß der Teilung und Wanderung vollzieht sich an allen Stäbchen ganz gleichzeitig und gleichmäßig, so daß die jedem Pol zustrebenden Hälften stets in einer Ebene verbleiben. Dabei werden sie immer näher aneinander gepreßt, so daß schließlich zwei fast homogene chromatische Platten vorzuliegen scheinen; nur mit Mühe erkennt man eine Zusammensetzung derselben aus einzelnen Körnern. Zwischen den Tochterplatten erscheinen undeutliche Verbindungsfasern. Schließlich liegt die äußere Tochterplatte direkt unter der Eioberfläche, die innere scheint meistens auch an der dem Ei-Zentrum zugekehrten Seite von achromatischer Kernsubstanz bedeckt zu sein. Die ganze Figur hat bis zu diesem Stadium immer mehr an Volumen eingebüßt; fast die ganze Masse der Spindel ist (Fig. 16 und 17) in dem kleinen Raum zwischen den Tochterplatten enthalten.

Die Abtrennung des ersten Richtungskörpers erfolgt in der Weise, daß ein größeres oder kleineres linsenförmiges Stück des Eies, welches die äußere Tochterplatte enthält, durch Vermittlung einer Zellplatte losgelöst wird (Fig. 17). War die Spindel zur Eioberfläche schief gerichtet (Fig. 19), so schneidet die Trennungsfläche tiefer in den Eileib ein (Fig. 20). Das abgetrennte Stück wird alsbald homogen, so daß nur noch die chromatische Substanz als eine der äußeren Perivitellinschicht angeschmiegte kleine Platte sich erkennen läßt.

Die im Ei zurückgebliebenen Hälften der Stäbchen liegen hier anfänglich in einem dichten, der Eioberfläche anliegenden Hof achromatischer Substanz (Fig. 18, 20), der allmählich lockerer wird und nicht selten eine kugelige oder ellipsoide Gestalt annimmt (Fig. 21). Auf solche Bilder gestützt, habe ich früher angegeben, daß zwischen der Bildung der beiden Richtungskörper eine Kernrekonstruktion stattfinde. Ich nehme dies jetzt zurück, indem man meiner Meinung nach von einer Rekonstruktion des Kerns nur dann sprechen darf, wenn sich die Tochterelemente

in ein Gerüst auflösen, ein solcher Zustand aber in unserem Fall nie durchgemacht wird, die chromatischen Körner vielmehr, ohne ihre Selbständigkeit aufgegeben zu haben, in die zweite Richtungsspindel eintreten. Hier erscheinen sie, wenn sie bereits zu einer regelmäßigen Äquatorialplatte angeordnet sind, noch als einfache Körner (Fig. 22 *a*); erst allmählich nehmen sie die Form von Stäbchen an, die zur Spindelachse parallel stehen und in der Äquatorialebene eine Querteilung deutlich erkennen lassen (Fig. 23). Auf diesem Stadium zeigt die zweite Spindel, abgesehen von der Größe der Elemente, im Profil und vom Pol völlige Übereinstimmung mit der ersten; die Zahl der Stäbchen läßt sich wieder als 24 bestimmen (Fig. 22 *b*).

Die Wanderung der beiden Tochterplatten zu den Polen der verkürzten Spindel und die Abtrennung der äußeren mit einem kleinen linsenförmigen Stück der Zellsubstanz erfolgt genau wie bei der Bildung des ersten Richtungskörpers (Fig. 24—26).

Das Ei von Asc. lumb. besitzt annähernd die Form eines langgestreckten Rotationsellipsoids. Carnoy hat die Beobachtung gemacht, daß der erste Richtungskörper im Äquator, der zweite an einem Pole dieses Körpers abgetrennt wird. Ich konnte dieses Verhalten an meinen Präparaten gleichfalls sehr konstant beobachten; einzelne Abweichungen kommen aber doch vor. Ich habe sogar Fälle beobachtet, in denen die beiden Richtungskörper im gleichen Eiradius lagen.

Besondere Mühe habe ich darauf verwendet, festzustellen, ob wirklich auch bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers eine Halbierung der einzelnen Elemente erfolgt, und nicht etwa die halbe Anzahl derselben ohne Teilung entfernt würde. Denn bei der Mannigfaltigkeit der karyokinetischen Prozesse, die von Carnoy vertreten wird, und bei der spezifischen Bedeutung, die nach Weismann der Bildung des zweiten Richtungskörpers zukommen soll, ist es von Wert, in jedem einzelnen Fall den Verlauf des Prozesses festzustellen. Schon die in der Äquatorialebene angedeutete Querteilung der Stäbchen läßt ja kaum einen Zweifel, daß eine Spaltung derselben eintreten wird, ein vollgültiger Beweis aber wird dadurch geliefert, daß sich in manchen Fällen in den Tochterplatten bei sehr guter Konservierung und weniger dichter Lagerung die Zahl der konstituierenden Elemente annähernd bestimmen läßt (Fig. 27), wobei ich dann stets ungefähr die Zahl 24 erhalten habe.

Wenn ich nun auf Grund dieser Befunde die CARNOY'schen Resultate einer Kritik unterziehe, so muß ich im voraus bemerken, daß ein Teil unserer Differenzen vielleicht in einer Variabilität der Eier seinen Grund haben mag. Man kann in dieser Hinsicht bei der Beurteilung der Beobachtungen anderer Autoren nicht vorsichtig genug sein, wie uns das Beispiel von Ascaris megalocephala gelehrt hat. Freilich habe ich bei Asc. lumb., obgleich ich Eier von vielen verschiedenen Individuen zu verschiedenen Zeiten gesammelt und untersucht habe, an Alkohol-, Salpetersäure- und Pikrin-Essigsäure-Präparaten stets genau die gleiche Anordnung vorgefunden, immer die nämliche Zahl von Stäbchen, die durch Querteilung die Tochterplatten liefern. Auch zeigen viele der CARNOY'schen Abbildungen eine genügende Übereinstimmung mit den meinigen, um eine Identität des Untersuchungsobjekts fast gewiß erscheinen zu lassen.

CARNOY berichtet vom Bau des Keimbläschens des zur Befruchtung reifen Eies, daß scheinbar das Chromatin in Form von getrennten Stäbchen vorliege, daß diese aber durch achromatische Fädchen verbunden seien, die man als des Chromatins beraubte Abschnitte eines kontinuierlichen Knäuels betrachten müsse. Mag diese Anschauung richtig sein oder nicht, so ergiebt sich daraus doch, daß CARNOY dieselben Bilder vor sich gehabt hat, wie ein solches in meiner Figur 1 dargestellt ist.

Von der schon im Keimbläschen angedeuteten Querteilung der Stäbchen hat er dagegen weder jetzt noch später etwas wahrgenommen. Desgleichen giebt er kein Bild von der Entstehung der ersten Richtungsspindel, und was hierüber im Text gesagt ist, das scheint mir nach den Erfahrungen an anderen Objekten schematisiert zu sein. Die fertige Spindel zeigt, wie an meinen Präparaten, eine aus kurzen Stäbchen gebildete Äquatorialplatte, deren Zahl nach CARNOY ungefähr und mindestens 12 betragen soll. Ob diese Angabe als genau betrachtet werden darf, weiß ich nicht. CARNOY sagt nicht, ob er die Zählung bei seitlicher oder bei polarer Ansicht vorgenommen hat; im ersteren Fall ist eine genaue Zahlenbestimmung unmöglich. Die Flächenansicht der Äquatorialplatte aber findet sich bei CARNOY weder gezeichnet, noch im Text erwähnt, so daß es zweifelhaft ist, ob er sie überhaupt gesehen hat.

An das Stadium der fertigen Spindel reiht CARNOY ein Bild, entsprechend meiner Fig. 10, welches ohne Zweifel ein dem vorigen vorhergehendes Stadium repräsentiert. CARNOY giebt zu, daß eine

solche Interpretation möglich ist, allein er benutzt es doch, um zu einem folgenden überzuleiten: die Spindel mit wohl ausgebildeter Äquatorialplatte soll sich in einen ruhenden Kern zurückverwandeln. „En effet, après s'être maintenue pendant un certain temps, la figure revient sur elle-même etc.“

Dieser Kern bildet dann durch direkte Teilung (sténose) den ersten Richtungskörper, von welchem Prozeß wir nichts als die Endstadien (Fig. 208 und 209) vorgeführt bekommen, die den Endstadien einer karyokinetischen Teilung völlig entsprechen: wir sehen eine äußere und innere Tochterplatte, die durch Verbindungsfasern in Zusammenhang stehen.

Carnoy's Figuren enthalten also zwei typische Stadien der karyokinetischen Teilung: eine Spindel mit Äquatorialplatte und eine Spindel mit Tochterplatten. Allein trotzdem soll die letztere nicht in der allgemein verbreiteten Weise aus der ersteren hervorgehen, sondern eine völlige Rückbildung der Spindel in den ruhenden Kern sich vollziehen, der dann durch direkte Teilung jene Endstadien liefert. Und dieser Prozeß, der die ganze Karyokinese auf den Kopf stellt, wird repräsentiert durch zwei Stadien, von denen überdies das eine (Fig. 206) als ein der fertigen Spindel vorhergehendes allgemein bekannt ist, das andere (Fig. 207) aber, welches den „ruhenden Kern“ darstellt, sich wohl bei einer Drehung des Eies als die polare oder nahezu polare Ansicht einer Spindel entpuppen dürfte, wie eine solche etwa in Fig. 206 bei seitlicher Ansicht gezeichnet ist.

Nach der Ablösung des ersten Richtungskörpers verbreiten sich, wie auch ich berichtet habe, die Chromatinsegmente im Innern der zurückgebliebenen achromatischen Substanz, die von neuem mehr oder weniger das Aussehen eines ruhenden Kernes gewinnt. Ob bei den Carnoy'schen Eiern wirklich eine Rekonstruktion erfolgt, oder ob er sich, wie früher auch ich, durch die unregelmäßige Verteilung der Elemente hat täuschen lassen, wage ich nicht zu entscheiden. Nun soll sich der gleiche Prozeß vollziehen, wie das erste Mal: Ausbildung der Spindel bis zum Stadium der fertigen Aquatorialplatte, Rückbildung dieser Figur zu einem ruhenden Kern, Bildung des zweiten Richtungskörpers durch direkte Teilung. Die Bilder, die Carnoy von der zweiten Richtungsspindel giebt, sind zum Teil, wie Fig. 212, 217, 218, von den meinigen abweichend, indem die chromatischen Elemente, die ich in allen Stadien als Körner oder kurze Stäbchen gesehen habe, hier zu langen, körnigen Fäden ausgezogen sind. Ein prin-

zipieller Unterschied liegt darin jedoch nicht. Obgleich Carnoy die Bildung des zweiten Richtungskörpers durch eine große Zahl von Figuren veranschaulicht, ist doch die Beweisführung keineswegs strenger als für die erste Teilung. Alle seine Bilder, mit Ausnahme der Figuren 221 und 222, stellen bekannte Stadien einer regulären, karyokinetischen Teilung dar, und gegen die zwei citierten Figuren, welche den aus der rückgebildeten Spindel entstandenen ruhenden Kern veranschaulichen sollen, hege ich den gleichen Verdacht, wie gegen Fig. 207, daß es nur polare oder schräge Ansichten von vielleicht schlecht konservierten Spindeln seien.

Zu seiner eigentümlichen Auffassung des Entwicklungsganges gelangt Carnoy aber dadurch, daß er die gleichen Stadien einmal für die Ausbildung und dann für die Rückbildung verwendet, auf welche Art man natürlich auch beweisen kann, daß der Richtungskörper, nachdem er ausgestoßen ist, wieder ins Ei zurückkehrt, um vielleicht zum zweiten Mal ausgestoßen zu werden. So finden wir annähernd das gleiche Bild in Fig. 212 und 217 für die Bildung der Spindel, in Fig. 220 für die Rückbildung und in Fig. 223 für die Vorbereitung des ruhenden Kernes zur direkten Teilung benützt. Carnoy könnte versuchen, die Lagerung der zweiten Spindel, die, wie er konstatiert hat, in den meisten Fällen vom Äquator, wo der erste Richtungskörper sich abgelöst hat, zu einem der Pole wandert, als Beweis heranzuziehen, daß diese identischen Bilder wirklich zweimal vorkommen. Allein einerseits ist diese Lageverschiebung doch nicht ganz konstant und vollzieht sich einmal rascher, ein anderes Mal langsamer, andererseits scheinen die Figuren 220 und 223, auf die es hier ankäme, nicht optische Längsschnitte, sondern Äquatorialschnitte von Eiern darzustellen, da sie wohl bei derselben Vergrößerung entworfen sind wie die Fig. 222.

Jedenfalls also liefern die gezeichneten Präparate Carnoy's nicht den geringsten Anhaltspunkt, der uns zu der Annahme eines vom Schema der Karyokinese abweichenden Verlaufs nötigen könnte.

C. Die Beziehungen der beschriebenen Befunde zur Karyokinese überhaupt und zu der Richtungskörperbildung anderer Eier.

Einen für alle bekannten Fälle gültigen Verlauf der karyokinetischen Teilung glaube ich etwa in folgender Weise entwerfen zu können: Zusammenziehung des chromatischen Kernmaterials in eine (bestimmte) Anzahl isolierter Stücke von charakteristischer, nach der Zellart wechselnder Form, die chromatischen Elemente; Ausbildung einer achromatischen Fadenfigur, sei es aus Kern-, sei es aus Zellsubstanz, mit zwei Polen; Lagerung der chromatischen Elemente, soweit dies ihre Zahl, Form und Größe gestattet, in der Äquatorialebene der achromatischen Figur; Teilung der chromatischen Elemente in zwei Hälften, von denen jede einem anderen Pol zugeführt wird; Auflösung der Tochterelemente in das Gerüst zweier neuer Kerne.

Betrachten wir zuerst, ob und in welcher Weise die chromatischen Elemente der Ascarideneier sich diesem Schema unterordnen lassen. Auf dem frühesten Stadium, welches wir von Ascaris lumbricoides kennen gelernt haben, zeigt das Keimbläschen den typischen Bau des ruhenden Kernes, und wir sind zu der Annahme berechtigt, daß aus dem hier vorhandenem Gerüst die chromatischen Elemente in ganz der gleichen Weise hervorgehen, wie in anderen Fällen, wenn sich auch das Detail dieser Umbildung wegen der Kleinheit des Objekts nicht feststellen läßt. Die Anordnung der Elemente zu einer äquatorialen Platte, ihre Querteilung und die Bildung der Tochterplatten, dies alles ist uns in der gleichen Weise von vielen anderen Kernteilungen, besonders aus dem Kreis der Arthropoden, bekannt. Abweichend an der ganzen Richtungskörperbildung ist nur das Verhalten der im Ei zurückbleibenden Tochterelemente nach der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers, indem dieselben sich nicht in ein Gerüst auflösen, sondern isoliert bleiben und so direkt als die Mutterelemente in der nächsten Spindel erscheinen. — Wie in allen Fällen, in denen die Zahl der Elemente Gegenstand besonderer Aufmerksamkeit gewesen ist, so konnten wir dieselbe auch bei Ascaris lumbricoides als konstant, und zwar wahrscheinlich in allen Fällen 24 betragend, erkennen. Diese Zahl ist, wie aus dem Verlauf des ganzen Prozesses hervorgeht und auch direkt durch die Beobachtung festgestellt worden ist, für die beiden aufeinanderfolgenden Teilungen die gleiche.

In dem Keimbläschen der Eier von Ascaris megalocephala, Typ. CARNOY, sind auf dem frühesten Stadium, welches wir besprochen haben, bereits zwei selbständige Chromatinportionen vorhanden, die wir als chromatische Elemente anzusprechen haben. Über die Bildung dieser Elemente ist uns nichts Sicheres bekannt. Gewiß gehen sie in irgend welcher Weise aus einem typischen Kerngerüst hervor. Allein diese Umbildung des Reticulums in die chromatischen Elemente, die bei anderen Zellen und auch bei manchen Eiern (Asc. lumb.) direkt der Teilung vorhergeht, scheint sich bei den meisten Eiern in einer langen Periode und auf Umwegen, die noch nirgends genau erforscht sind, zu vollziehen, wodurch eben zum Teil die specifische Struktur der meisten Keimbläschen bedingt wird.

Die beiden chromatischen Elemente verhalten sich in der Folge genau wie die von Ascaris lumb. Wie diese werden sie in die Äquatorialebene der Spindel gelagert und teilen sich (der Länge nach) in je zwei Tochterelemente, die zu entgegengesetzten Polen wandern. Die beiden im Ei verbleibenden Tochterelemente lösen sich nicht in ein Kerngerüst auf, sondern werden direkt zu den Mutterelementen der zweiten Spindel, wo sie sich abermals der Länge nach teilen. Erst die zwei aus dieser Teilung hervorgehenden, im Ei zurückbleibenden Tochterelemente bilden das Gerüst eines ruhenden Kerns, des Eikerns. Auch hier finden wir also eine ganz konstante Zahl, nämlich zwei Elemente, sowohl in verschiedenen Eiern, als auch in den beiden aufeinanderfolgenden Teilungen des gleichen Eies.

In ganz der gleichen Weise endlich vollzieht sich der Prozeß bei den Eiern des VAN BENEDEN'schen Typus, mit dem einzigen Unterschied, daß hier nur ein einziges chromatisches Element existiert, die geringste mögliche Zahl, wodurch diese Eier wohl ein Unikum in der ganzen organischen Welt darstellen werden.

Es liegen bereits mehrfache Angaben vor, daß die Teilung der chromatischen Elemente sich in manchen Fällen schon zu einer Zeit vorbereitet, wo von der achromatischen Teilungsfigur noch keine Spur nachweisbar ist; der frappanteste dieser Fälle ist wohl der neuerdings von FLEMMING[1]) bei der äußerst interessanten „heterotypischen Teilungsform" konstatierte.

---

1) FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. An., Bd. 29.

Wir haben ein solches Verhalten auch bei den Ascariden-Eiern feststellen können. Im Keimbläschen von Ascaris lumbricoides zeigen die 24 Stäbchen lange die deutlichste Querteilung, ehe das Keimbläschen sich zur Spindel umzuwandeln beginnt. Viel ausgeprägter aber finden wir diese frühzeitige Vorbereitung der Teilung in den Eiern von Ascaris megalocephala. Während wir sonst nur zweiteilige Elemente kennen, haben wir hier vierteilige vor uns: in jedem Element ist nicht nur die Teilung in zwei Tochterelemente, sondern auch die Teilung dieser Tochterelemente selbst, die erst bei der zweitfolgenden Kernteilung zum Vollzug kommen soll, vorbereitet; in dem Element des Keimbläschens sind die Elemente der vier Enkelzellen bereits vorhanden.

Es führt uns dies auf das ungewöhnliche Fehlen der Kernrekonstruktion zwischen den beiden aufeinanderfolgenden Teilungen zurück. Wir haben es in demselben offenbar mit einer Rückbildung zu thun, die mit der rudimentären Natur der Richtungskörper in Zusammenhang steht. Ohne Zweifel haben sich ursprünglich die aus der ersten Teilung hervorgegangenen Tochterelemente in ein Kerngerüst umgewandelt, aus dem dann erst in der gewöhnlichen Weise die Elemente der zweiten Spindel entstanden sind. Eine Tendenz, die beiden aufeinanderfolgenden und einander Punkt für Punkt wiederholenden Prozesse in einen zusammenzuziehen, hat dazu geführt, zunächst dieses Ruhestadium zu beseitigen; die Tochterelemente der ersten Spindel werden direkt zu den Mutterelementen der zweiten. Da diese demnach schon längst, ja schon bevor die erste Spindel zur Ausbildung kommt, im noch ruhenden Keimbläschen, als die Hälften der hier vorhandenen Elemente, gegeben sind, so kann sich auch die Teilung, die sie in der zweiten Spindel erleiden sollen, hier schon vorbereiten: das Element des Keimbläschens wird vierteilig. Damit ist ein zweiter Schritt zu einer Abkürzung des Verlaufs gethan.

Wie diese Rückbildung noch einen Schritt weiter gehen kann, haben wir an jenen Eiern des CARNOY'schen Typus kennen gelernt, wo die erste Teilung sich nur noch an den chromatischen Elementen allein vollzieht, während die Kern- und Zellteilung unterbleibt, wobei die Zahl der Elemente verdoppelt werden muß. Hier kommt nur noch die zweite Zellteilung zustande.

Es scheint mir, als wäre dieses völlige Ausfallen einer Teilung geeignet, einiges Licht über gewisse bis jetzt ganz rätselhafte Erscheinungen zu verbreiten. Hierher gehört vor allem jene auf

halbem Wege stehen bleibende und wieder rückschreitende Kernteilung in den Eiern von Thysanozoon Diesingii, welche SELENKA[1]) beschrieben hat. Vor Bildung der Richtungskörper nämlich, deren hier, nachdem die Eier ins Wasser gelangt sind, ganz regulär zwei ausgestoßen werden, geht an diesen Eiern noch im Mutterleibe ein eigentümlicher Prozeß vor sich. Das Keimbläschen mit Keimfleck wandelt sich in eine typische Spindel mit mächtiger Protoplasmastrahlung um, die man nach der Zeit ihres Erscheinens für nichts anderes als die erste Richtungsspindel halten könnte. Nach dem Modus der Salamanderkerne entsteht ein „Aster“, es vollzieht sich die Metakinese, und es kommt zur Bildung regulärer Tochtersterne. Allein weiter schreitet der Prozeß nicht, Spindel und Polsonnen verschwinden allmählich, und es bildet sich ein typischer ruhender Kern aus, der die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Keimbläschens verloren hat. Dieser Vorgang läßt sich vollkommen mit dem von mir für Ascaris megalocephala als abnorm beschriebenen in Parallele bringen. In beiden Fällen vollzieht sich die Halbierung der Chromatinelemente und ihre Sonderung in zwei Gruppen, welche sonst den Tochterkernen ihre Entstehung geben — hier macht die Entwickelung Halt. Der Unterschied, daß bei Thysanozoon nun ein ruhender Kern entsteht, bei Ascaris nicht, ist kein essentieller, da bei dem Spulwurm auch nach der normalen Kern- und Zellteilung die Rekonstruktion unterbleibt. Es scheint mir deshalb keinem Zweifel zu unterliegen, daß wir den Fall SELENKA's nach dem am Ascaridenei konstatierten zu beurteilen haben, daß auch bei Thysanozoon ursprünglich eine Zellteilung stattgefunden hat, die rückgebildet worden ist. Von Wichtigkeit wäre es nun, über die Bedeutung dieser Teilung ins klare zu kommen. Eine Teilung des ausgewachsenen, mit Keimbläschen versehenen Eies kennen wir bloß in der Richtungskörperbildung. Es läßt sich deshalb kaum eine andere Annahme machen, als daß die rückgebildete Teilung bei Thysanozoon ursprünglich zur Entstehung eines Richtungskörpers führte, um so mehr als uns in diesem Fall das Ausfallen der Teilung, für das wir ja bei Ascaris megalocephala ein unbestreitbares Beispiel kennen gelernt haben, am ehesten verständlich ist.

Ist aber diese Interpretation richtig, so kommen wir zu dem Resultat, daß das Ei von Thysanozoon Diesingii früher drei primäre

---

1) SELENKA, Über eine eigentümliche Art der Kernmetamorphose. Biolog. Centralbl., Bd. I, No. 16.

Richtungskörper gebildet hat, da ja nach den Angaben SELENKA's noch jetzt deren zwei ausgestoßen werden.

Weiterhin betrachte ich als eine Erscheinung, die durch den in Rede stehenden Befund einer Erklärung zugänglich wird, die sonderbare zweite Längsspaltung der auseinander weichenden Tochterelemente vor der Rekonstruktion der Tochterkerne. Solche Fälle sind vereinzelt von FLEMMING und CARNOY beobachtet worden; der VAN BENEDEN'sche von der ersten Furchungsspindel der Ascaris megalocephala, ist, wie ich in einer späteren Mitteilung zeigen werde, höchst wahrscheinlich anders zu deuten. In jüngster Zeit gelang es FLEMMING[1]), die in Rede stehende Erscheinung als eine ganz konstante bei der „heterotypischen" Teilung der Spermatocyten von Salamandra festzustellen. Daß sie kein wesentliches Moment bei der karyokinetischen Teilung ausmacht, das wird durch das isolierte Vorkommen hinlänglich bewiesen. Es wäre nun, meiner Meinung nach, ganz wohl denkbar, daß in solchen Fällen, wo auf eine zweimalige Spaltung der chromatischen Elemente eine einmalige Kern- und Zellteilung trifft, gerade wie bei der beschriebenen abnormen Richtungskörperbildung, eine Kern- und Zellteilung ausgefallen ist, die mit dieser verbundene Teilung der chromatischen Elemente sich aber erhalten hat, was zu einer Verdoppelung ihrer Zahl führt. Die Rückbildung wäre etwa in folgender Weise zu denken: bei Beginn derselben haben sich die Tochterelemente ganz regulär ohne Spaltung in ein Gerüst aufgelöst, dieses hat sich dann, als sollte eine zweite Zellteilung stattfinden, wieder in die einzelnen Elemente kontrahiert, welche nun eine Teilung erleiden: aber die Kernteilung kommt nicht mehr zu stande, sondern die erzeugte doppelte Zahl der Elemente geht von neuem in ein einziges Kerngerüst über. Später hat sich dann der Prozeß vereinfacht, die erste Rekonstruktion wird beseitigt, die Teilung der chromatischen Elemente vollzieht sich direkt an den aus der vorhergehenden Teilung stammenden Tochterelementen.

Endlich mag hier noch eine Beobachtung STRASBURGER's[2]) herangezogen werden. Bei Corydalis cava vermehren sich die Kerne im Wandbeleg des Embryosackes sehr reichlich durch karyokinetische Teilung, es treten jedoch nicht zwischen allen Kernen Scheidewände auf, so daß zunächst mehrkernige Zellen

---

1) l. c.
2) STRASBURGER, Zellbildung und Zellteilung. 1880. pag. 23.

entstehen, deren Kerne schließlich alle zu einem einzigen verschmelzen.

Wir müssen, wie ich glaube, die einzelnen besprochenen Erscheinungen als Glieder einer Reihe betrachten und haben damit eine ziemlich continuierliche Serie von Rückbildung der Kern- und Zellteilung vor uns. Am wenigsten rudimentär ist der von STRASBURGER erkannte Prozeß: die Kernteilung erfolgt ganz normal, es entstehen zwei typische Tochterkerne, aber diese verschmelzen wieder zu einem einzigen Kern. Bei Thysanozoon und Ascaris megalocephala kommt es nur noch zur Bildung von Tochtersternen oder Tochterplatten, schon von hier aus tritt eine rückschreitende Entwickelung zu einem einzigen ruhenden Kern ein. Bei den Zellen FLEMMING's und CARNOY's endlich vollzieht sich nur noch eine Teilung der chromatischen Elemente, ohne daß der Versuch gemacht würde, die entstehenden Hälften in zwei Gruppen zu sondern.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich eine Vermutung äußern, die sich auf die wichtige Entdeckung WEISMANN's bezieht, daß bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern nur ein einziger Richtungskörper ausgestoßen wird, während dieselben Eier, sobald sie befruchtet werden, zwei solche Zellen bilden. Ich bin der Überzeugung, daß es sich hier um ganz den gleichen Prozeß handelt, wie bei jenen Ascarideneiern, die nur einen Richtungskörper bilden, daß nämlich auch bei den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern zwei aufeinander folgende Teilungen eingeleitet werden, aber nur die eine wirklich zu stande kommt, die andere dagegen, und zwar wohl sicher die zweite, sich im wesentlichen auf die Teilung der chromatischen Elemente beschränkt, welche Rückbildung mehr oder weniger weit ausgebildet sein kann. Vielleicht entsteht, wenigstens in manchen Fällen, noch eine zweite Richtungsspindel mit Tochterplatten, die dann in den Ruhezustand zurückkehrt, oder es erfolgt nur einfach noch eine Teilung der Elemente. Es wäre dann die parthenogenetische Entwickelung nicht so aufzufassen, daß die Bildung des zweiten Richtungskörpers unterbliebe, sondern eher so, daß dieser zwar entsteht, aber im Ei zurückgehalten wird und nun sein Kern mit dem Eikern verschmilzt. Der zweite Richtungskörper würde so gewissermaßen die Rolle des Spermatozoons übernehmen, und man könnte nicht ohne Berechtigung den Satz aussprechen: Die Parthenogenese beruht auf einer Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper.

Wir haben oben als einzige Differenz der Richtungskörperbildung von der Karyokinese anderer Zellen das Fehlen der Kernrekonstruktion zwischen den beiden Teilungen hervorgehoben. Dabei haben wir jedoch immer nur die eine der beiden aus der Teilung hervorgehenden Zellen im Auge gehabt; die andere, der Richtungskörper ist ganz unberücksichtigt geblieben. Weder in der ersten, noch in der zweiten dieser Zellen kommt es zu einer Kernrekonstruktion; die chromatischen Elemente bleiben so, wie sie aus der Teilung hervorgegangen sind, bestehen, bis sie zu Grunde gehen.

Es fragt sich demnach, ob die ausgestoßenen Elemente von den im Ei zurückbleibenden verschieden sind, oder ob sich ihr abweichendes Verhalten dadurch erklärt, daß sie unter anderen Existenzbedingungen sich befinden als jene. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Frage im letzteren Sinn entschieden werden muß. Denn wir haben gesehen, daß die ausgestoßenen Elemente in allen Fällen, in denen sie abnormerweise im Ei zurückgehalten werden, sich genau in der nämlichen Weise verhalten, wie diejenigen, welche im regulären Verlauf des Prozesses hier verbleiben. Wir wissen, daß, wenn die zwei Tochterelemente der ersten Richtungsspindel, die für den ersten Richtungskörper bestimmt sind, im Ei zurückbleiben, sie alle weiteren Umbildungen bis zum Übergang in das Gerüst des Eikerns in der gleichen Weise erleiden, wie die zwei anderen, normalerweise bevorzugten; wir wissen, daß die beiden Stäbchen des zweiten Richtungskörpers einen „Eikern" zu liefern im stande sind, der sich von dem normalen in keiner Weise unterscheidet. Wir haben dadurch, wie sich im nächsten Teil noch deutlicher ergeben wird, ein mächtiges Argument gewonnen gegen alle jene Anschauungen, welche die Bildung der Richtungskörper als eine Einrichtung zur Entfernung von Kernmaterial betrachten, welches für die Kopulation der Geschlechtszellen oder für die Embryonalentwickelung hinderlich sei.

Hinsichtlich der achromatischen Kernfigur ist vor allem die Entstehungsweise der Spindel und das völlige Fehlen der Polstrahlung von Bedeutung. Der seit langer Zeit geführte Streit, ob die Kernspindel aus Kern- oder aus Zellsubstanz hervorgeht, konnte für Ascaris megalocephala (Typ. Carnoy) mit voller Sicherheit im ersteren Sinn entschieden werden. Die Spindel entsteht

hier und wahrscheinlich auch bei Ascaris lumbricoides, ausschließlich aus der achromatischen Substanz des Keimbläschens. Ihre Bildung weicht von dem, was wir an anderen Zellen hierüber wissen, nicht unerheblich ab. Gewöhnlich scheint das Auftreten der zwei Pole das Primäre zu sein; sie sind häufig zu einer Zeit vorhanden (O. Hertwig, Fol., Mark etc.), wo die Kernstruktur noch keine dizentrische Anordnung erkennen lässt. Erst allmählich nehmen chromatische und achromatische Kernbestandteile eine bestimmte Lagerung zu diesen Punkten an. In unserem Fall verhält es sich anders. Wenn die achromatische Substanz des Keimbläschens ihre Bewegung beginnt, indem sie eine unregelmäßig zackige Gestalt annimmt und eine faserige Differenzierung in ihr deutlich wird, ist von den zwei Polen noch nichts wahrzunehmen und nichts deutet ihre spätere Lage an. Die achromatische Figur erinnert an die unregelmäßigen mehrpoligen Spindeln, wie solche als pathologische Erscheinungen bei den Seeigeleiern von den Brüdern Hertwig beschrieben und in den Figuren 22, 23 (Taf. V) Fig. 3 (Taf. VI) und anderen abgebildet worden sind. Es scheint mir, daß zwischen diesen beiden Fällen nicht bloß eine oberflächliche Ähnlichkeit, sondern eine fundamentale Übereinstimmung besteht. Der Kern des Seeigeleies besitzt, wie das Keimbläschen von Ascaris, an sich die Fähigkeit, die faserige Differenzierung durchzumachen und sich zu teilen. Allein dieser Prozess ist hier normalerweise mit dem Auftreten zweier körperlicher Pole des Protoplasmas verbunden, die an den Kern herantreten und ihn zwingen, eine dizentrische Anordnung zwischen ihnen anzunehmen. Wird das Auftreten der Pole unterdrückt, so fehlt eine solche Richtkraft, die Faserung des Kerns wird eine unregelmäßige. Das Gleiche finden wir an dem Keimbläschen von Asc. meg. Allein hier fehlen die richtenden Pole normalerweise. Soll es zu einer regulären Teilung kommen, so muß die Kernsubstanz selbst die Fähigkeit besitzen, eine dizentrische Anordnung zu gewinnen, und dies geschieht hier in der That, indem zwei opponierte Lappen des unregelmäßig gestalteten Körpers über die anderen das Übergewicht gewinnen, wodurch eine typische Teilungsfigur erzeugt wird.

In dem Fehlen jeder sichtbaren Beziehung zur Zellsubstanz scheinen sich die Richtungsspindeln der Ascarideneier von allen Metazoënkernen zu unterscheiden, dagegen an die Kerne von Protozoën (Nebenkerne der Infusorien) sich anzuschließen.

Eine ganz isolierte Stellung nehmen sie darin ein, daß sie

sich vor der Teilung verkürzen und ihre Faserung völlig rückbilden.

Mit den Reifeerscheinungen vieler anderer Eier stimmt die Richtungskörperbildung der untersuchten Ascarideneier in dem Fehlen der Kernrekonstruktion zwischen den beiden Teilungen überein; engere Beziehungen scheint dieselbe mit der Eireifung anderer Nematoden aufzuweisen. So wissen wir durch die Untersuchungen von Bütschli [1]), daß an den Richtungsspindeln von Cucullanus elegans die Protoplasmastrahlung fehlt, und auch die eigentümliche Rückbildung der Spindel vor der Teilung findet sich bei ihm gezeichnet und im Text erwähnt.

Über eine größere Zahl anderer Nematoden erstreckt sich die neueste Arbeit Carnoy's [2]).

Wir haben bei Besprechung der Eireifung von Asc. meg. und Asc. lumb. gesehen, wie sehr nach diesem Beobachter die Bildung der Richtungskörper von der gewöhnlichen Karyokinese abweichen soll. Die Anschauungen, die wir bei diesen beiden Arten von ihm kennen gelernt haben, vertritt er auch bei den anderen. Er selbst hat diese gemeinsamen Punkte auf p. 55 und 56 seines Werkes zusammengestellt; ich will diejenigen, welche eine Differenz von der typischen Karyokinese bedingen, hier anführen:

1) (3) Überall fehlt die Wanderung der Elemente zu den Polen der Figur und infolgedessen die Bildung echter Tochterplatten.

2) Überall verschwinden die karyokinetischen Figuren vor der Bildung der Richtungskörper.

3) Wenn auch eine Spaltung der Stäbchen, sei es der Länge, sei es der Quere nach, sich vollzieht, so spielt dieselbe doch bei der Bildung der Richtungskörper selbst keine Rolle; geteilt oder nicht, die Stäbchen wandern, wie sie von Anfang an sind, d. h. sie werden als Ganzes ausgestoßen.

4) Stets finden sich in jedem der beiden Richtungskörper halb so viel Stäbchen, als im Moment seiner Bildung im Ei vorhanden waren. Wir haben soeben gesagt, daß man die Teilung der Elemente, die sich dabei vollziehen kann, nicht berücksichtigen darf; denn sie hat mit der Bildung der Richtungskörper gar nichts zu

---

1) Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge etc. Frankf. 1876.
2) La Cellule, tom. III, fasc. I.

thun; jedes Element ist, wenn eine Teilung eintritt, eben durch seine beiden Hälften repräsentiert.

5) Bei den untersuchten Nematoden werden stets drei Viertel der chromatischen Elemente ausgestoßen, ohne daß von den zurückbleibenden Elementen irgend etwas weggenommen worden wäre.

6) Bei allen Arten und für jeden Richtungskörper entsteht ein neues Fasersystem unabhängig vom alten, wenn auch gewisse Bestandteile der verschwundenen Figur an seiner Bildung Anteil nehmen können (fuseau de séparation).

Die Ausstoßuug der Richtungskörper geschieht also durch eine Art direkter Teilung.

Wenn ich darauf hinweise, was wir bei Ascaris meg. und Asc. lumb. konstatiert haben, für welche ja diese sechs Punkte gleichfalls Geltung haben sollen, ja für welche dieselben zum Teil zuerst und am ausführlichsten begründet worden sind, so ergiebt sich, daß für diese beiden Arten in allen Stücken genau das Gegenteil der Fall ist von dem, was Carnoy gefunden hat.

1) In beiden Fällen findet sich eine Wanderung der Tochterelemente zu den Polen der Figur; es entstehen echte Tochterplatten.

2) Die Spindel wird zwar vor der Teilung verkleinert, aber sie verschwindet nicht.

3) Die vorhandenen chromatischen Elemente werden bei der Bildung eines jeden Richtungskörpers halbiert; die Hälfte eines jeden bleibt im Ei, die andere Hälfte geht in den Richtungskörper.

4) Stets finden sich in jedem der beiden Richtungskörper gerade so viel Elemente, als im Moment seiner Bildung im Ei vorhanden waren. Denn die Bildung der Richtungskörper ist stets an eine Halbierung der Elemente geknüpft, jede Hälfte ist von nun an als ein ganzes Element (Tochterelement) zu zählen.

5) Von den chromatischen Elementen des Keimbläschens werden nicht drei Viertel ausgestoßen, sondern von einem jeden der Elemente wird die Hälfte im ersten, von der zurückbleibenden abermals die Hälfte im zweiten Richtungskörper entfernt. Der Eikern enthält also noch ebenso viele Elemente wie das Keimbläschen, nur ist jedes auf ein Viertel seines ursprünglichen Volumens reduziert.

6) Die zwischen den Tochterplatten auftretende Faserung ist

nichts von der alten Figur Unabhängiges; sie ist das nämliche, was wir von jeder Karyokinese unter dem Namen der „Verbindungsfasern" kennen.

Die Bildung der Richtungskörper ist also eine typische karyokinetische Zellteilung.

Die Richtigkeit dieser Behauptungen und den Irrtum CARNOY's glaube ich für die beiden von mir untersuchten Arten zur Genüge nachgewiesen zu haben. Der Schluß, daß CARNOY auch in den anderen Fällen einer Täuschung anheimgefallen sei, dürfte demnach kaum zu kühn sein. Da wir seinen Hauptirrtum, durch den die anderen bedingt sind, in der Annahme einer völligen Rückbildung der Spindel vor der Teilung gefunden haben, so besitzen wir einen Anhaltspunkt, in welcher Weise bei einer Umdeutung seiner Bilder vorzugehen ist.

Seine Figuren in allen Fällen zu einer regulären karyokinetischen Teilung aneinander zu reihen, bin ich nicht imstande; allein dies wäre auch bei Asc. meg. und Asc. lumb. ohne eigene Untersuchungen nicht möglich gewesen. Es fehlen eben der Zeichnung eines Präparats meistens die Kennzeichen, nach denen dasselbe als gut konserviert und normal zu betrachten ist oder nicht, mögen diese Kennzeichen auch am Präparat selbst aufs deutlichste ausgeprägt sein. Im allgemeinen aber läßt sich doch ein Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Unrichtigkeit der CARNOY'schen Angaben führen.

Von den sieben behandelten Arten schließen sich die fünf, welche ich nicht kenne, mehr oder weniger an Ascaris megalocephala an. So aufs innigste Filaroides mustelarum, dessen Spindeln mit den zwei vierteiligen chromatischen Elementen (Fig. 176 und 178, Taf. VI) von denen der Ascaris megalocephala nicht zu unterscheiden sind. Hier kann an einer Übereinstimmung des Vorgangs kein Zweifel sein. Das Gleiche gilt für die nicht bestimmte Ascaris des Hundes. Auch hier handelt es sich um zwei vierteilige Elemente, die in CARNOY's Figur 132 durch schlechte Konservierung oder Quetschung in ihre Unterabteilungen zerfallen sind. Diese zeigen ganz ähnlich, wie ich es für Ascaris megalocephala beschrieben habe, abwechselnd stärker und schwächer färbbare Zonen.

Stadien, die für die Art der Teilung beweisend wären, giebt CARNOY von dieser Art nicht.

Ohne Schwierigkeit lassen sich ferner die Bilder von Ophiostomum mucronatum, welches Objekt CARNOY die besten Präparate geliefert zu haben scheint, auf die Verhältnisse von Ascaris megalocephala zurückführen. Die erste Spindel enthält in der Äquatorialebene, auf einer Kreisperipherie verteilt, sechs Elemente, Stäbchen, welche, der Spindelachse parallel gerichtet, mit der größten Deutlichkeit eine Querteilung angedeutet zeigen, zugleich aber auch eine Längsteilung, indem in jeder Hälfte eine zweite Spaltung vorbereitet ist (Fig. 186). Jedes Element weist also eine Vierteilung auf, gerade wie bei Ascaris megalocephala, nur mit dem Unterschied, daß bei der letzteren Art das Element durch beide Teilungsebenen in äußerlich gleichartige Stücke zerlegt wird, während bei Ophiostomum, je nachdem man durch die eine oder durch die andere Ebene die Halbierung vornähme, verschieden geformte Stücke entständen. In der ersten Richtungsspindel nun wird die vorbereitete quere Teilung vollzogen, jede Hälfte wandert zu einem anderen Pol der verkürzten Spindel. Fig. 187 zeigt eine solche zur optischen Achse des Mikroskops schräg gestellte Figur mit zwei Tochterplatten, die wegen der Verkürzung nicht kreisförmig, sondern mehr oval erscheinen. Im Ei bleiben, nachdem die äußere Tochterplatte im ersten Richtungskörper abgetrennt ist (Fig. 188), sechs Elemente zurück, in denen die schon früher vorhandene Längsspaltung immer deutlicher hervortritt (Fig. 188, 189). Nun vollzieht sich derselbe Prozeß, den wir bei Ascaris meg. (Typus VAN BENEDEN) kennen gelernt haben. Die beiden Hälften eines jeden Stäbchens weichen an dem einen Ende auseinander, während sie mit dem andern in Zusammenhang bleiben (Fig. 190), die beiden Schenkel strecken sich zu einer Geraden und treten so in die zweite Richtungsspindel ein (Fig. 191); hier verkürzt und verdickt sich jede Hälfte mehr und mehr (Fig. 192, 194), bis sie zu einem Korn geworden ist, das nun mit seinem Schwesterkorn den Eindruck eines in Querteilung begriffenen Stäbchens hervorruft (Fig. 195). CARNOY selbst hat an eine solche Interpretation seiner Figuren gedacht, verwirft dieselbe aber auf Grund der Figg. 188, 189 und 190, weil nach seiner Anschauung in den beiden ersten die zwei Hälften sich völlig voneinander getrennt haben, der Kern der letzteren aber ganz und gar einem ruhenden Kern gleiche. Ich kann diese Einwürfe nicht als schlagend anerkennen. In den Fig. 188 und 189 ist die Längsspaltung nicht vollzogen, wie sich daraus ergiebt, daß je zwei Hälften einander parallel liegen; sie stehen eben noch durch ein achro-

matisches Mittelstück miteinander in Verbindung. Was aber die Fig. 190 betrifft, so meine ich, daß der von mir angenommene Prozeß in gewissen Stadien sehr wohl ein solches Bild hervorrufen kann, wie dieser Kern es repräsentiert, und das in der That mit dem Gerüst des ruhenden Kerns eine gewisse Ähnlichkeit aufweist.

Die Bildung des zweiten Richtungskörpers erfolgt nun gleichfalls ganz regulär, von jedem Element wird jede Hälfte zu einem anderen Pol geführt (Fig. 198' u. 198). Die Figuren 195 und 197 zeigen entsprechende Stadien annähernd vom Pol. Merkwürdig ist, daß an diesen Tochterelementen sofort, ja selbst wenn sie noch mit ihren Partnern in Zusammenhang stehen, abermals eine Längsspaltung auftritt (Fig. 195, 196 etc.). Man könnte vermuten, daß damit die Längsspaltung vorbereitet wird, die in der ersten Furchungsspindel zum Vollzug kommt, in der sich nach CARNOY 12 Elemente finden. Allein vorher soll eine völlige Trennung der Schwesterfäden und eine Kernrekonstruktion eintreten. Die Spaltung gehört also zu jenen Fällen, für die ich es wahrscheinlich zu machen gesucht habe, daß eine frühere Kern- und Zellteilung bis auf die Teilung der chromatischen Elemente rückgebildet worden ist.

Es blieben uns jetzt nur noch Spiroptera strumosa und Coronilla (sp.?) übrig, von denen die Figuren nicht direkt umgedeutet werden können. Allein ihre Mannigfaltigkeit spricht sehr dafür, daß es sich um schlecht konservierte Präparate handelt. Einzelne Bilder von beiden Arten zeigen überdies eine entschiedene Ähnlichkeit mit denen von Ascaris megalocephala, was auch CARNOY hervorhebt, und so wird man wohl annehmen dürfen, daß der Prozeß in derselben Weise wie bei diesem Wurm verläuft.

Nachschrift.

Nachdem die vorstehende Arbeit fertig niedergeschrieben und der philosophischen Fakultät der Universität München als Habilitationsschrift eingereicht worden war, erschienen zwei Arbeiten, die sich auf den hier behandelten Gegenstand beziehen, die eine von O. ZACHARIAS[1]) über Reifung und Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala, die zweite von CARNOY[2]), welche unter anderem eine neue Darstellung der Richtungskörperbildung von Ascaris lumbricoides enthält.

ZACHARIAS spricht, wie ich, den Verdacht aus, daß die bisher zur Härtung der Ascariden-Eier angewandten Reagentien pathologische Erscheinungen verursachen, und behandelt, um diese Fehlerquelle zu vermeiden, die Eier mit einer Säuremischung, durch welche dieselben in 25 bis 30 Minuten fixiert werden. Die Zusammensetzung dieser Konservierungsflüssigkeit ist vor der Hand Geheimnis, worüber wir uns jedoch trösten können, indem dieselbe so wenig, wie die bis jetzt benutzten, imstande ist, krankhafte Veränderungen der Eier auszuschließen.

ZACHARIAS hat, vielleicht mit einer einzigen Ausnahme, Eier nach dem Typus CARNOY, also mit zwei chromatischen Elementen, vor sich gehabt. Alle seine Zeichnungen lassen die Elemente von den Enden erkennen, ihre vier Unterabteilungen somit als zu einem Quadrat aneinandergelegte, kugelige Körner. Doch läßt sich aus dem Text entnehmen, daß an den Präparaten von ZACHARIAS zum Teil die eigentümliche perlschnurartige Gliederung, die aus meinen Zeichnungen zu ersehen ist, gleichfalls vorhanden war.

---

1) ZACHARIAS, Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte etc. Archiv f. mikr. An., Bd. 30.

2) CARNOY, I. Conférence, II. Appendice. La Cellule, tom. III, fasc. 2.

Auf Seite 127 heißt es: „Die betreffenden Chromatingruppen bestehen dann nicht mehr, wie früher, aus je vier einzelnen Kugeln, sondern aus je vier Kugelreihen, deren einzelne Elemente zum Teil miteinander verschmolzen sind. In guten Präparaten machen die so entstandenen Stäbchen daher den Eindruck, als seien sie eingekerbt.“ Die Verbindung der vier Stäbchen miteinander durch chromatische Fädchen ist dagegen weder erwähnt, noch gezeichnet.

Die Bildung des ersten Richtungskörpers hat ZACHARIAS richtig erkannt. Die an die Oberfläche gerückte Spindel steht mit ihrer Achse in einem Eiradius, die beiden Elemente sind so in derselben angeordnet, daß von jedem zwei Stäbchen nach außen, zwei nach innen von der Aquatorialebene zu liegen kommen. Die ersteren rücken gegen den äußeren Pol und werden im ersten Richtungskörper abgetrennt, die letzteren bleiben im Ei. Damit ist die eine von VAN BENEDEN und CARNOY bestrittene Erscheinung, welche vorhanden sein muß, wenn der Vorgang als Karyokinese gelten soll — die Wanderung der Tochterelemente zu den Polen der Spindel — bewiesen. Den zweiten Nachweis dagegen, welcher erforderlich ist, um die vollkommene Übereinstimmung mit der typischen Karyokinese zu begründen, den Nachweis der völligen Homologie der beiden vierteiligen Chromatingruppen des Keimbläschens mit den chromatischen Elementen aller bekannten Mitosen hat ZACHARIAS nicht erbracht.

Die achromatische Figur zeichnet er nur im Anfangsstadium als ein Ganzes (Fig. 2 *f*, Taf. VIII), später besitzt jedes chromatische Element seine eigene Hälfte, wie in den Figuren CARNOY's. Ich habe oben die gespaltenen Spindeln als pathologisch bezeichnet, da ich sie an Eiern, die durch Hitze abgetötet waren, nie beobachtet habe; ich halte diese Ansicht auch jetzt noch aufrecht. Eine leichte Zweiteilung der Figur, dadurch bedingt, daß mehr und stärkere Fasern zu den chromatischen Elementen ziehen, kommt normalerweise vor, die wirkliche Spaltung, überdies mit divergierenden Hälften, wie ZACHARIAS dies in Fig. 2 (Taf. IX) abbildet, ist krankhaft. Seine Konservierungsmethode ist eben keineswegs imstande, die Eier so rasch abzutöten, daß sich nicht vorher pathologische Prozesse in denselben abspielen können.

Dies zeigt sich mit voller Evidenz bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers, welche durch die von ZACHARIAS gegebenen Abbildungen nicht aufgeklärt wird. Ein Anfangsstadium, etwa meinen Figuren 33 und 34 (Taf. II) entsprechend, ist in Fig. 7 (Taf. IX) dargestellt, Fig. 8 zeigt ein pathologisches Bild mit

divergierenden Spindelhälften, und daran wird ein vollkommen krankhaftes angereiht (Fig. 9), ähnlich manchen Figuren VAN BENEDEN's, deren Entstehung man sich nicht erklären kann. Die nächste Figur (10), welche der Ausstoßung unmittelbar vorhergehen soll, repräsentiert, nach der Lage der chromatischen Elemente zu schließen, ein Stadium, in welchem die Bildung der zweiten Richtungsspindel eben erst beginnt, und wäre sonach zwischen die Figuren 5 und 7 einzureihen. Fig. 11 zeigt die beiden Elemente nach vollzogener Drehung, von der Spindel ist nichts zu erkennen. Bilder vom Auseinanderweichen der Tochterelemente und von der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers bekommen wir nicht zu sehen. Die Zusammengehörigkeit von je zwei Stäbchen zu einem Element hat ZACHARIAS nicht erkannt. Für ihn existieren vier selbständige Elemente (pag. 152), zwei derselben werden ausgestoßen, zwei bleiben im Ei. Somit sind die zwei charakteristischen Phänomene der typischen indirekten Teilung: Spaltung der chromatischen Elemente in die Tochterelemente und Wanderung dieser zu den Polen, von ZACHARIAS für die zweite Spindel nicht nachgewiesen worden.

In Fig. 12 (Taf. IX) bildet ZACHARIAS ein Präparat ab, in welchem, seiner Ansicht nach, der erste Richtungskörper dem Ei noch aufsitzt zu einer Zeit, wo bereits die innere Perivitellinschicht vollkommen ausgeschieden ist. Ich glaube, daß dieses Ei dem von mir beschriebenen abnormen Entwickelungsgang angehört, bei dem nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird, daß demnach die Fig. 12 von ZACHARIAS ein etwas früheres Stadium darstellt als meine Fig. 52 (Taf. II).

ZACHARIAS bringt in seiner Arbeit zwei neue Termini in Vorschlag. Auf den einen derselben, die Bezeichnung „Mitoblast", werde ich in einer späteren Arbeit zu sprechen kommen, dagegen möchte ich den Begriff des „germinativen Dualismus" schon hier etwas näher beleuchten. ZACHARIAS bezeichnet denselben als „eine der auffälligsten Erscheinungen auf dem Gebiete biologischer Erfahrung." „Die frühe Spaltung (pag. 128) einer kleinen linsenförmigen Anhäufung von Chromatinsubstanz in zwei getrennte Hälften giebt Anlaß zur Bildung zweier separater Richtungsspindeln, deren jede die gleiche Anzahl von Chromatinstäbchen enthält. Es erfolgt weiterhin die Ausstoßung des ersten und zweiten Richtungskörpers und selbst in diesen Auswürflingen macht sich der Dualismus noch geltend, insofern sich dieselben häufig in der Mitte einschnüren und in zwei Teile zu zerfallen

streben. Diesen Vorspielen entsprechend findet nach Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers auch eine Doppelbefruchtung statt, indem sich je eine von den im Ei zurückbleibenden Chromatinportionen (weiblicher Provenienz) sofort mit dem Chromatin des Samenkörperchens verbindet, welches sich inzwischen ebenfalls halbiert hat .... Hierauf bilden sich naturgemäß zwei Furchungskerne, die aber funktionell nur die Bedeutung eines einzigen haben .... Diese beiden Furchungskerne hat man in vollständiger Verkennung ihrer wahren Natur bisher für Pronuclei gehalten."

Der „germinative Dualismus" käme demnach sowohl in den Erscheinungen der Reifung, als auch in denen der Befruchtung zum Ausdruck. Wir müssen beiderlei Phänomene gesondert betrachten, da die „Zweiheit" bei den ersteren eine andere Erklärung fordert als die der letzteren. Der „Dualismus" in der Richtungskörperbildung hat lediglich darin seinen Grund, daß das Keimbläschen von Ascaris meg. (Typ. Carnoy) und damit auch die erste und zweite Richtungsspindel zwei chromatische Elemente enthält, wie wir in den Eiern des Typus van Beneden ein einziges, in denen von Ascaris lumb. 24, in anderen Eiern wieder andere Zahlen finden. Die Zweizahl ist also eine ganz zufällige, unwesentliche Eigentümlichkeit der von Zacharias untersuchten Eier; wollten wir in derselben eine tiefere Bedeutung, einen „Dualismus" erkennen, so müßten wir konsequenterweise in anderen Fällen von einem germinativen Monismus, einer germinativen Vierundzwanzigheit u. s. w. sprechen. Die zwei separaten Richtungsspindeln, in denen der Dualismus weiterhin sich ausprägen soll, sind, wie ich in meiner Arbeit hinlänglich bewiesen zu haben glaube, durch krankhafte Spaltung einer normalen einheitlichen Figur bedingt.

Ist demnach der „germinative Dualismus", soweit er die Reifeerscheinungen betrifft, nichts anderes als eine zum Gesetz erhobene zufällige Eigenschaft gewisser Eier, so scheint er mir hinsichtlich der Befruchtung überhaupt jeder thatsächlichen Grundlage zu entbehren. In einem Vortrag, den ich am 3. Mai in der Gesellschaft für Morph. u. Phys. dahier gehalten habe, konnte ich die Entdeckung van Beneden's, daß im Ei von Ascaris megalocephala Ei- und Spermakern meist erst zu einer Zeit, wo sie nur noch durch je zwei Chromatinschleifen repräsentiert werden, zur Vereinigung gelangen, auch an Eiern, die durch Hitze abgetötet waren, vollkommen bestätigen. Nach dem Erscheinen der Ab-

handlung von ZACHARIAS habe ich meine Präparate einer erneuten sorgfältigen Prüfung unterzogen, ohne daß ich das Geringste hätte entdecken können, was sich im Sinne seiner Doppelbefruchtung deuten ließe. In meinen Eiern, wie in denen VAN BENEDEN's, sind die beiden fraglichen Kerne im Beginn ihrer Ausbildung stets so beträchtlich voneinander entfernt, daß von jener Umgruppierung, die ZACHARIAS verlangt, keine Rede sein kann; die beiden Kerne sind ohne Zweifel, wie überall, als Ei- und Spermakern zu betrachten. ZACHARIAS erkennt zwar an, daß neben seiner Doppelbefruchtung auch der gewöhnliche Modus vorkommt, wonach sich zwei typische Vorkerne bilden; allein er behauptet, daß in diesen Fällen stets eine Verschmelzung derselben im Ruhezustand eintreten müsse.

Diese Behauptung wird durch meine Befunde im höchsten Grade unwahrscheinlich. Wenn ich an allen Eiern eines Wurmes, welche eine Entscheidung zulassen, die Entstehung von Vorkernen konstatieren konnte, und wenn alle Eier späterer Stadien eine selbständige Weiterentwicklung ihrer beiden Kerne erkennen ließen, so ist es doch nahezu sicher, daß wir es auch in diesen letzteren Eiern mit Vorkernen zu thun haben. Ist aber dieses Argument nicht vollgültig, da man eben Ei- und Spermakern von den angeblichen halben Furchungskernen ZACHARIAS' nicht unterscheiden kann, so läßt sich ein ganz sicherer Nachweis an jenen Eiern führen, welche nur einen Richtungskörper gebildet haben, und in denen der Eikern aus vier Elementen entsteht (Fig. 52, Taf. II), während der Spermakern, wie immer, deren nur zwei enthält. Hier läßt sich demnach auch noch auf späteren Stadien erkennen, daß nicht zwei halbe Furchungskerne, sondern zwei Vorkerne vorhanden sind. Und auch diese bilden sich, wie ich demnächst ausführlicher zeigen werde, zunächst selbständig weiter, indem aus dem einen vier, aus dem anderen zwei Schleifen hervorgehen.

Nun scheinen mir aber die Verhältnisse durchaus nicht so zu liegen, daß der Befruchtungsprozeß, wie ihn VAN BENEDEN uns kennen gelehrt hat, gegen die Darstellung von ZACHARIAS verteidigt werden muß, sondern umgekehrt, daß dieser Forscher erst seine Angaben zu beweisen hat, wenn sie acceptiert werden sollen. Wer die Arbeit von ZACHARIAS kennt, der wird wohl mit mir der Ansicht sein, daß der von ihm behauptete Befruchtungsprozeß zwar nicht unmöglich ist, also ausnahmsweise vorkommen kann, daß aber bis jetzt nicht der leiseste Schatten eines Beweises für den-

selben vorliegt. In Fig. 13 (Taf. IX) sehen wir einen einheitlichen ersten Furchungskern in Bildung begriffen; es ist durchaus kein Grund zu der Annahme vorhanden, daß sich dieser in zwei Halbkerne spalten soll, die ja schließlich doch wieder zur Vereinigung gelangen müßten. Vielmehr schließt sich an dieses Stadium wohl am einfachsten das in Fig. 17 abgebildete an. Die Fig. 14, welche die beiden halben Furchungskerne demonstrieren soll, zeigt nichts weiter als zwei Kerne, über deren Entstehung sich nichts aussagen läßt; es liegt kein Hindernis vor, dieselben als Ei- und Spermakern anzusprechen. Auf diese beiden Bilder aber ist die Lehre vom Dualismus der Befruchtung gegründet.

In CARNOY's neuestem Werke finden wir die Angaben, die er früher über die Richtungskörperbildung von Ascaris lumbricoides gemacht hat und die ich oben kritisiert habe, zwar nicht ausdrücklich, aber doch durch die Beschreibung, die er jetzt giebt, fast Punkt für Punkt zurückgenommen. Wie für die anderen Nematoden, so sollten ja auch für Ascaris lumb. die auf Seite 55 ff. [1]) zusammengestellten gemeinsamen Punkte Geltung haben, von denen ich diejenigen, welche einen Unterschied von der typischen Karyokinese bedingen würden, oben angeführt habe. In der jetzt vorliegenden Beschreibung hat CARNOY sowohl seine frühere irrtümliche Zahlenangabe (ungefähr ein Dutzend) korrigiert, als auch die Halbierung der Elemente bei jeder Teilung zur Bildung der Tochterelemente anerkannt. „Von jedem Element (pag. 242) werden drei Viertel entfernt, ein Viertel geht in den Eikern über.“ Diese Resultate, welche in gleicher Weise für Ascaris clavata konstatiert wurden, involvieren eine reguläre Karyokinese.

Die Differenzen, die zwischen diesen neuen Angaben CARNOY's und meinen Befunden noch bestehen, bespreche ich am einfachsten im Anschluß an eine Anmerkung (pag. 261) in welcher CARNOY meine vorläufige Mitteilung diskutiert. Meine Angabe, daß 24 oder 25 Stäbchen vorhanden seien, begleitet er mit der Bemerkung: nous ne connaissons pas de figures avec un nombre impair d'éléments.“ Solche Figuren habe ich jetzt in den Eiern des VAN BENEDEN'schen Typus, welche nur ein einziges Element enthalten, nachgewiesen. Auch habe ich über die zweite Richtungsfigur nicht geschwiegen, wenn ich sage, daß sie sich wie die ausführlich beschriebene erste verhält.

1) La Cellule, tom. III, fasc. 1.

In 2) heißt es: „A l'équateur, B. n'a mentionné que la division transversale; il ne parle pas de l'espace hyalin qui traverse les bâtonnets et qui, d'après nous, es l'indice d'une seconde division longitudinale incomplète". In der That, von dieser angedeuteten Teilung der Tochterelemente habe ich bei Ascaris lumbricoides nichts wahrgenommen, sei es, daß sie an meinen Eiern fehlt, sei es, daß meine Konservierung sie zum Verschwinden brachte oder die Kleinheit der Elemente dieses Detail nicht erkennen ließ. Auch an den Präparaten Carnoy's ist dasselbe ja nicht immer, und bald mehr, bald weniger deutlich ausgeprägt. Die Bedeutung dieser angedeuteten Teilung kann nach dem, was wir von Ascaris meg. kennen gelernt haben, nicht zweifelhaft sein; wir haben darin die Vorbereitung jener Spaltung zu erblicken, welche in der zweiten Spindel wirklich zur Ausführung kommen soll. Diese Teilung kann zu sehr verschiedenen Zeiten eingeleitet werden; an meinen Eiern von Ascaris lumb. sehe ich sie erst in der Äquatorialplatte der zweiten Spindel beginnen (Fig. 22 u. 23, Taf. IV), bei Carnoy ist sie häufig schon in der Äquatorialplatte der ersten Spindel angedeutet, bei Ascaris meg. endlich sehen wir sie schon vorbereitet, lange ehe die erste Spindel zur Ausbildung gelangt. Eine solche Interpretation seiner Figuren von Asc. lumb. hält auch Carnoy für möglich (pag. 273).

3) „D'après B. le retour vers les pôles serait d'une régularité mathématique, sans doute comme dans nos figures 29, 30 et 50. Pour nous, ce n'est là qu'un cas particulier, et qui nous a paru assez rare, de l'ascension polaire. Deux autres cas peuvent en effet se présenter: a) l'ascension est souvent irrégulière et désordonnée, fig. 42 L; b) elle peut faire défaut, fig. 13 L^2, parce que la figure revient sur elle-même, et finit par enserrer la couronne équatoriale demeurée immobile".

Dem gegenüber muß ich betonen, daß die Art, wie ich die Bildung und Trennung der Tochterplatten beschrieben habe, nicht ein Spezialfall ist, sondern der einzige. Er ist in der That selten, nicht aber, weil daneben noch andere Modi existieren, sondern weil die in Rede stehenden Stadien infolge der Raschheit, mit der sie vorübergehen, im Vergleich zu allen anderen sehr selten angetroffen werden. Dies gilt ja nicht nur für die Richtungsspindeln von Ascaris lumb., sondern auch für viele andere Zellteilungen, vielleicht für alle. Ich verweise nur auf die Angaben, welche Flemming auf Seite 231 seines Zellenbuches über die Metakinese (denn

diese entspricht ja dem Auseinanderweichen unserer Tochterplatten) macht.

Carnoy's unregelmäßige Wanderung der Tochterelemente zu den Polen beruht auf einer irrigen Interpretation von Figuren, welche dem Stadium der Äquatorialplatte vorausgehen. Seine Fig. 3, 4, 42 *L.*, 43 *L.* etc. sind in dieser Weise zu deuten; die Elemente sind erst im Begriff, sich zur Äquatorialplatte zu ordnen. Man hat bisher noch viel zu wenig Gewicht auf eine sehr auffallende Erscheinung gelegt, obgleich dieselbe sich ganz allgemein beobachten läßt. Besitzen nämlich die Tochterelemente die Form von Körnern oder kurzen Stäbchen, so liegen diejenigen, welche dem gleichen Pol sich nähern, entweder in einer Ebene, oder in einer, sei es konvex, sei es konkav zum Pol gekrümmten Fläche; besitzen sie die Form von Fäden, so sind wenigstens die Fadenwinkel in einer solchen regelmäßigen Fläche angeordnet. Ich könnte für dieses Verhalten, das mit der Teilungsmechanik im engsten Zusammenhang steht, Bilder aus allen Werken, die sich mit Zellteilung beschäftigen, anführen. Dasselbe ist so charakteristisch, daß es geradezu als Kriterium dienen kann, um die Frage, ob eine Figur dem Stadium der Äquatorialplatte vorausgeht oder nachfolgt, zu entscheiden. Carnoy hat diesen Punkt in seinen Arbeiten ganz unberücksichtigt gelassen und ist so auch in seinem Arthropodenwerk zu falschen Schlüssen geführt worden, wie ich in einer folgenden Mitteilung ausführlicher erörtern werde.

Man könnte einwenden, die Frage sei im vorliegenden Fall, wo es sich um konstante Zahlenverhältnisse handelt und eine genaue Zahlenbestimmung möglich ist, sehr einfach zu entscheiden. Bei Ascaris lumbricoides und clavata finden sich 24 Stäbchen; jedes Stadium, welches statt dieser Zahl 48 enthält, müßte demnach dem der Äquatorialplatte nachfolgen und sich auf das Auseinanderweichen der Tochterelemente beziehen. Allein die Frage ist eben, ob die Zahl 24 wirklich konstant ist, und das scheint mir für die beiden Ascariden verneint werden zu müssen. Wir haben bei Ascaris megalocephala gesehen, daß es Eier giebt, die ein Element, und andere, die zwei Elemente enthalten, also das Doppelte. Wir haben ferner, gleichsam unter unseren Augen, diese Zahl sich abermals verdoppeln sehen, in jenen Eiern, welche nur einen einzigen Richtungskörper bilden.

Ganz analog finden sich, wie ich den Abbildungen Carnoy's entnehme, bei Ascaris lumb. und clav. Eier mit 24 Elementen (ich habe ausschließlich solche gesehen), aber auch solche mit der

doppelten, ja sogar, wie Fig. 27 lehrt, mit der vierfachen Anzahl. Wir wissen, wie eine solche Verdoppelung zu stande kommen kann; dann nämlich, wenn eine sonst zum Vollzug gelangende Kern- und Zellteilung sich bis auf die Halbierung der chromatischen Elemente rückbildet. Die Fig. 3, 4, 46, 48, 42 *L*, 43 *L* repräsentieren demnach Stadien vor der fertigen Äquatorialplatte von Eiern mit 48 Elementen. Fig. 47 zeigt uns eine Aquatorialplatte mit dieser Zahl von Stäbchen vom Pol, Fig. 52 eine schräg gestellte Spindel mit Tochterplatten, deren jede 48 Elemente enthält. Wir haben damit eine ganz kontinuierliche Serie zusammengehöriger Bilder vor uns. Es bliebe nun noch die Fig. 27 übrig, welche ungefähr 96 Elemente aufweist, und zwar, wie die unregelmäßige Verteilung derselben in der Spindel lehrt, 96 Mutterelemente. Es ist wohl am wahrscheinlichsten, daß sich diese Figur zu denen mit 48 Elementen ebenso verhält, wie die abnormen Richtungsspindeln mit 4 Elementen, die ich von Ascaris mey. (Typ. Carnoy) beschrieben habe, zu den dort regulären Figuren mit nur zwei Elementen, daß also in diesem Fall bei Ascaris clavata die Bildung des ersten Richtungskörpers nicht zur Ausführung gelangt ist, sondern auch die sonst ausgestoßenen 48 Tochterelemente im Ei verblieben sind und nun mit den 48 übrigen in einer zweiten Spindel als Mutterelemente fungieren.

Endlich kann nach Carnoy das Auseinanderweichen der Tochterplatten ganz unterbleiben. Er verweist dabei auf seine Fig. 13 L^2, obgleich er auf Seite 261 sagt: „Quant aux images analogues à celle de la fig. 13 L^2, nous n' avons pu déterminer leur sort ultérieur avec certitude". Offenbar schließt sich an dieses Bild ein solches an, wie es in Fig. 51 wiedergegeben ist, ganz entsprechend meinen Figuren 14 und 15, wo zwei parallele Tochterplatten sich voneinander entfernen.

4) „Tous les phénomènes de la dislocation ou de la résolution de la figure cinétique ont échappe à B.. Dáprès nos observations réitérées sur les Ascaris lomb. et clav., ainsi que sur les autres nématodes, la figure cinétique disparait morphologiquement, dans un très-grand nombre de cas, avant la formation du globule lui-même."

Über die von Carnoy behauptete völlige Rückbildung der Spindel vor der Teilung habe ich mich schon bei der Beurteilung seiner Befunde an Ascaris meg. ausgesprochen; ich wiederhole hier, daß nach meinen Untersuchungen die „große Zahl von Fällen", welche diese Erscheinung beweisen sollen, durch schlechte

Konservierung bedingt sind. Die achromatische Figur verkürzt sich oft sehr beträchtlich und kann ihre Faserung völlig verlieren; aber sie bleibt stets in scharfer Abgrenzung gegen die Zellsubstanz bestehen. Die Verbindungsfasern (fuseau de séparation), die zwischen den sich voneinander entfernenden Tochterplatten auftreten, entsprechen demnach vollkommen den Verbindungsfasern aller übrigen Mitosen. Nach der Frage zu schließen: „Boveri est-il bien sûr qu'il n'a pas pris le fuseau de séparation pour le fuseau originel?" scheint CARNOY der Meinung zu sein, daß ich die Verbindungsfasern für identisch mit den ursprünglichen Spindelfasern halte. Dies ist durchaus nicht der Fall; im Gegenteil, ich betrachte nicht nur in den Richtungsspindeln der Ascariden-Eier, sondern ganz allgemein die Verbindungsfasern als eine Neubildung, worüber ich demnächst an günstigeren Objekten ausführlicher handeln werde.

Ich glaube, man darf nach dieser neuesten Arbeit CARNOY's noch bestimmter, als ich es schon gethan habe, den Satz aussprechen, daß sich die Richtungskörperbildung der Nematodeneier vollkommen unter das Schema der Karyokinese einreihen läßt.

CARNOY unterscheidet jetzt drei Typen (pag. 239); der erste enthält Ascaris megalocephala, Spiroptera strumosa, Filaroides mustelarum, Coronilla (sp.?) und die Ascaris des Hundes, der zweite Ophiostomum mucronatum und Ascaris clavata, der dritte Ascaris lumbricoides. Wir haben gesehen, daß der durch Ascaris meg. repräsentierte Modus als typische Karyokinese zu betrachten ist; das Gleiche wissen wir von Ascaris lumb. und clav., für die ja CARNOY nunmehr selbst die charakteristischen Phänomene der Karyokinese zugiebt. Indem er Ophiostomum mucronatum, bei welchem Wurm nach seiner früheren Beschreibung ein vom typischen sehr abweichender Verlauf zu konstatieren wäre, jetzt mit Ascaris clavata zusammenstellt, scheint er die Interpretation seiner darauf bezüglichen Figuren, die ich oben gegeben habe, auch seinerseits als die richtige erkannt zu haben, wenn er auch seine früheren irrtümlichen Angaben nicht zurücknimmt.

Tafelerklärung.

Sämtliche Abbildungen sind bei Anwendung von $\frac{1}{18}$ homog. Immersion, Oc. 2 von Zeiß gezeichnet, mit Ausnahme der Fig. 1—6, Taf. I und 54—56, Taf. II, für welche Oc. 1 benutzt wurde.

Tafel I.

Alle Figuren von Ascaris meg. (Typ. CARNOY).

Fig. 1—6. Eier in verschiedenen Stadien der Richtungskörperbildung, um die Veränderungen der Zellsubstanz zu zeigen.

Fig. 7. Kopulation der Sexualzellen.

Fig. 8—12. Umbildung des Keimbläschens in die erste Richtungsspindel. In Fig. 10, 11, 12 zeigt *b* den gleichen Kern wie *a*, um 90° gedreht.

Fig. 13 *a*, *b*. Zwei chromatische Elemente mit divergierenden Hälften.

Fig. 14. Ausgebildete erste Spindel im Profil.

Fig. 15. Desgleichen im optischen Äquatorialschnitt.

Fig. 16. Erste Spindel schief zur Eioberfläche.

Fig. 17—24. Bildung des ersten Richtungskörpers bei radialer Stellung der Spindel,

Fig. 25 und 26. bei schiefer Stellung der Spindel, anschließend an Fig. 16,

Fig. 27. bei querer Stellung der Spindel (?); in *b* sieht man auf das in *a* gezeichnete Ei in der Richtung des hier angegebenen Pfeiles.

Fig. 28—31. Ablösung des ersten Richtungskörpers unter gleichzeitiger Bildung der zweiten Perivitellinschicht.

Tafel II.

Alle Figuren von Ascaris meg. (Typ. CARNOY).

Fig. 32 *a*. Der im Ei verbliebene Teil der ersten Richtungsspindel, *b* der zugehörige erste Richtungskörper.

Fig. 33—38. Bildung der zweiten Richtungsspindel und Drehung der chromatischen Elemente.

Fig. 39. Ausgebildete zweite Spindel; die Achsen der beiden Elemente parallel.

Fig. 40. Desgleichen; die Achsen der Elemente senkrecht zu einander.

Fig. 41—45. Bildung des zweiten Richtungskörpers.
Fig. 46. Ei- und Spermakern.
Fig. 47—52. Verschiedene Stadien eines abnormen Entwicklungsganges, bei welchem nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird. Fig. 47. Quergestellte erste Spindel;
Fig. 48 und 49. Die beiden Tochterplatten bleiben im Ei;
Fig. 50 und 51. Die zweite Spindel enthält demnach 4 Elemente;
Fig. 52. Der Eikern besteht aus 4 Stäbchen.
Fig. 53. Von dem einen der 2 Doppelstäbchen des ersten Richtungskörpers ist die eine Hälfte (x) abnormerweise im Ei zurückgeblieben.
Fig. 54. Der zweite Richtungskörper ist im Ei zurückgeblieben und hat einem zweiten Eikern Entstehung gegeben.
Fig. 55. Der zweite Richtungskörper enthält nur ein Element; das andere ist im Ei zurückgeblieben und hat hier einen kleinen Kern neben dem Eikern gebildet.
Fig. 56. Anstatt einen zweiten Richtungskörper zu bilden, hat sich das Ei in zwei gleich große Tochterzellen (reife Eier) geteilt, von denen die untere das Spermatozoon enthält. Die Kernvakuolen von Ei- und Spermakern sind in pathologischer Weise neben den chrom. Elementen entstanden.

Tafel III.

Fig. 1—18 von Ascaris meg. (Typ. van Beneden).
Fig. 19 „ „ „ (Typ. Carnoy).

Fig. 1 *a*, *b*, *c*. Keimbläschen befruchteter Eier.
Fig. 2, 3, 4, 5. Erste Richtungsspindeln im Profil.
Fig. 6 *a*. Erste Spindel im Profil, *b*. dieselbe um 90° gedreht, *c*. vom Pol.
Fig. 7 *a*, *b*, *c*. Wie Fig. 6. Beginn der Spaltung des chromatischen Elements in zwei Tochterelemente.
Fig. 8 *a*. Die Tochterelemente auf dem Wege nach den Polen; *b*. dieselbe Spindel um 90° gedreht.
Fig. 9 *a*. Die Tochterelemente an den Polen; *b*. dieselbe Spindel um 90° gedreht.
Fig. 10. Ei unmittelbar nach der Ablösung des ersten Richtungskörpers (*Rk*).
Fig. 11. Zweite Richtungsspindel; das chrom. Element im Beginn der Drehung.
Fig. 12 *a*. Zweite Spindel nach vollendeter Drehung des chrom. Elements; *b*. dieselbe Spindel um 90° gedreht.
Fig. 13 und 14. Zweite Spindeln, in denen die beiden Hälften des chrom. Elements sich der Länge nach voneinander losgelöst haben und nur an dem einen Ende noch in Zusammenhang stehen.
Fig. 15 *a*. Die beiden Tochterelemente auseinanderweichend, anschließend an Fig. 12 *a*.—*b*. dieselbe Spindel um 90° gedreht.
Fig. 16. Abtrennung des zweiten Richtungskörpers.
Fig. 17. Ei- und Spermakern.

Fig. 18. Pathologische Längsspaltung der ersten Spindel.

Fig. 19. (Typ. CARNOY) Pathologisch veränderte Spindel, *a.* im Profil, *b.* vom Pol.

Tafel IV.

Alle Figuren von Ascaris lumb.

Fig. 1. Keimbläschen eines noch an der Rachis sitzenden Eies; die chrom. Elemente in Bildung begriffen.

Fig. 2. Keimbläschen eines eben befruchteten Eies; die chrom. Elemente deutlich quergeteilt.

Fig. 3—11. Umbildung des Keimbläschens zur Spindel.

Fig. 12. Äquatorialplatte der ersten Spindel vom Pol mit 24 Elementen.

Fig. 13—18. Bildung des ersten Richtungskörpers bei radialer Stellung der Spindel.

Fig. 19 und 20. Bei schiefer Stellung der Spindel.

Fig. 21. Ausbildung der zweiten Spindel.

Fig. 22 *a.* Zweite Richtungsspindel im Profil; *b.* Äquatorialplatte derselben vom Pol mit 24 Elementen.

Fig. 23. Querteilung der chrom. Elemente in der zweiten Spindel.

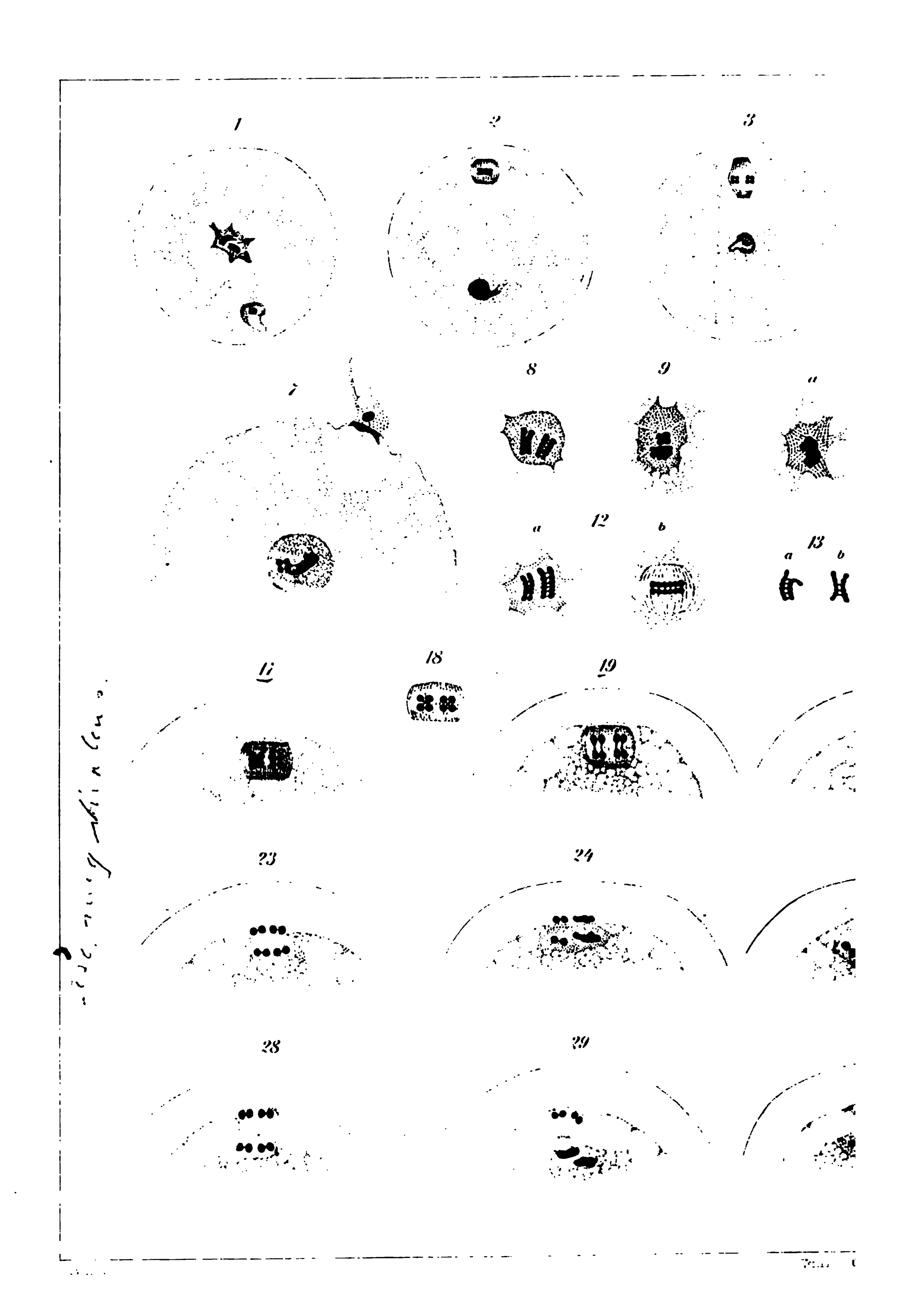
Fig. 24—26. Bildung des zweiten Richtungskörpers.

Fig. 27 *x.* Die innere Tochterplatte der zweiten Richtungsspindel, vom Pol gesehen, mit 24 Elementen.

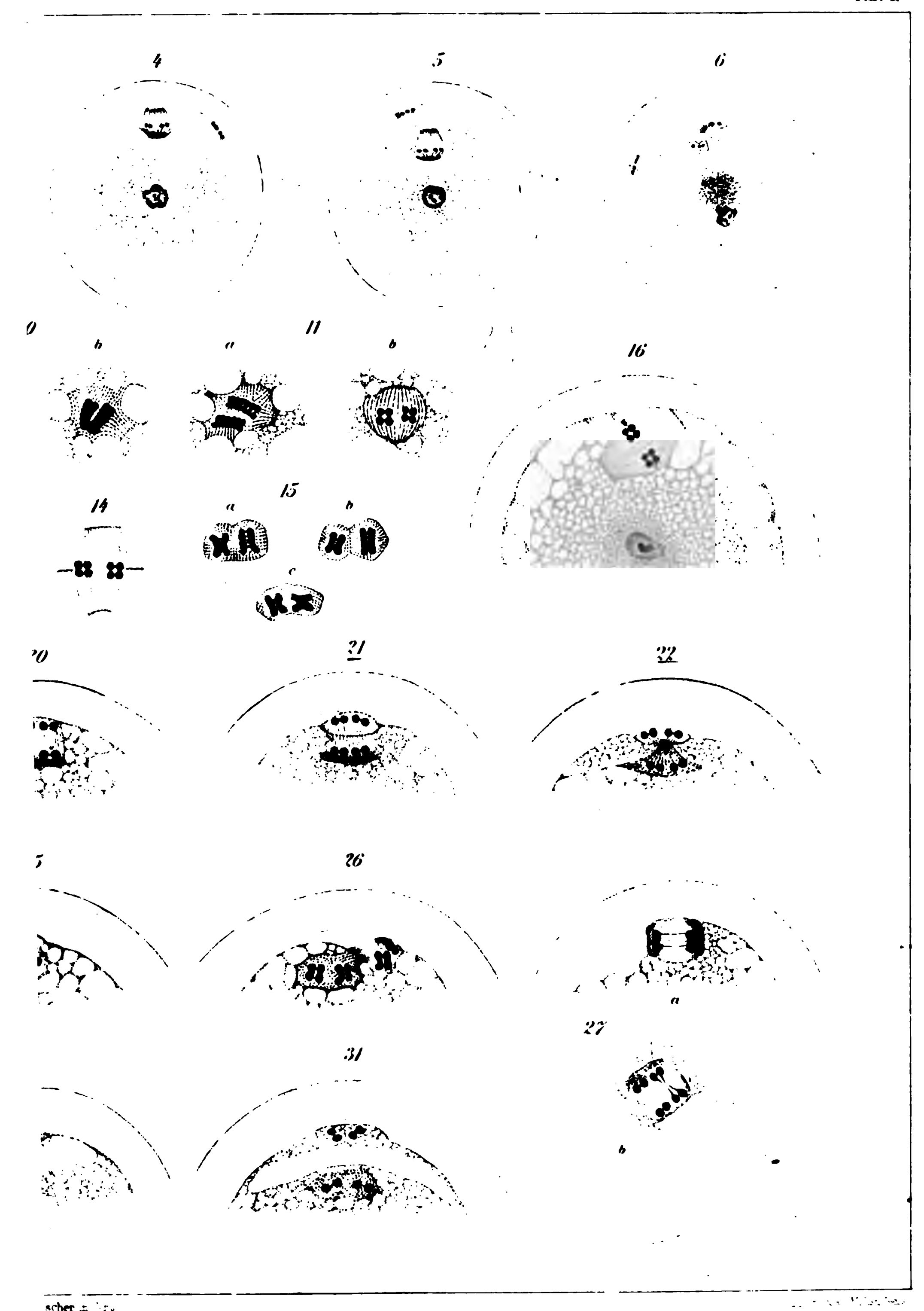
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.



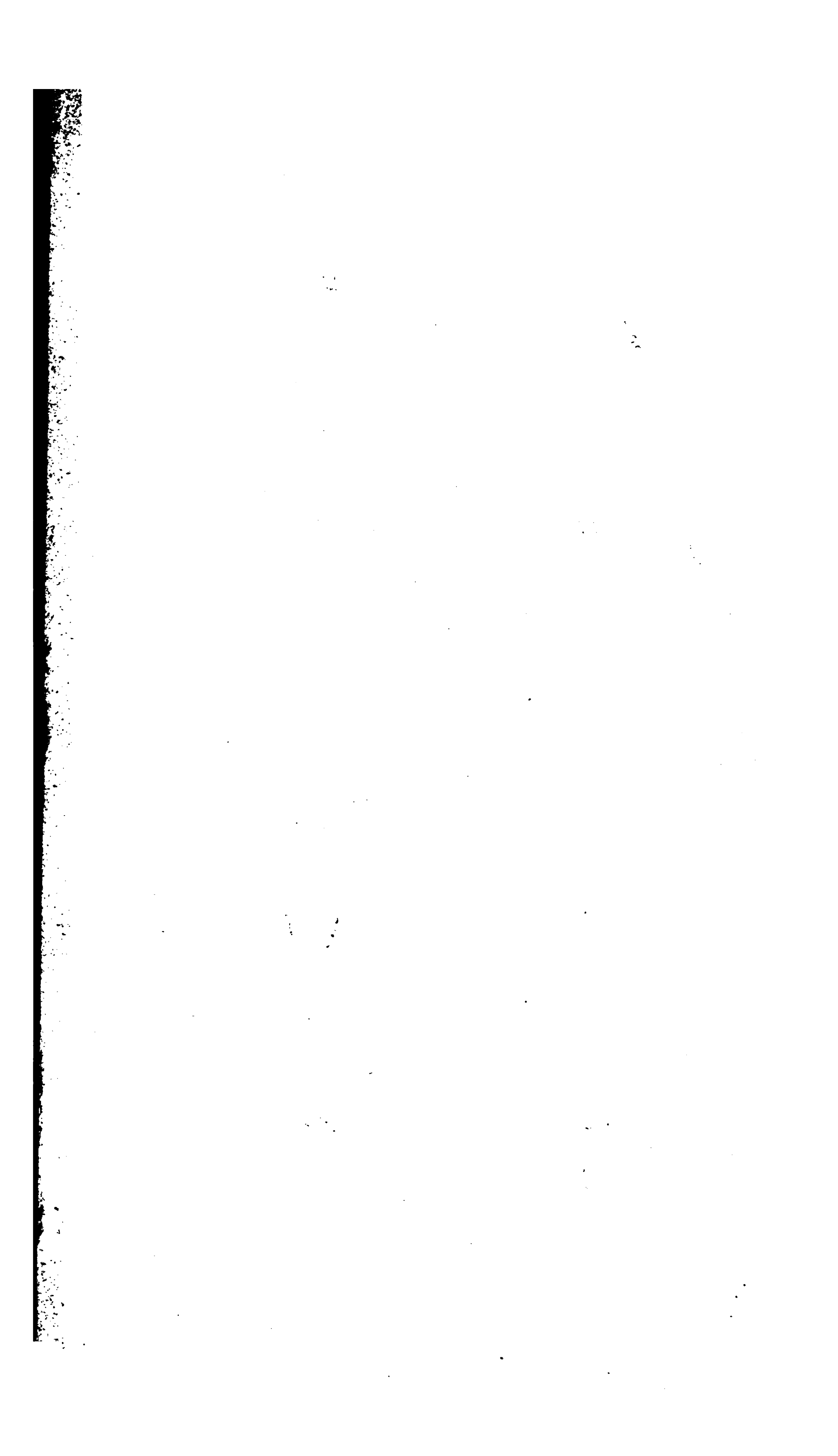
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

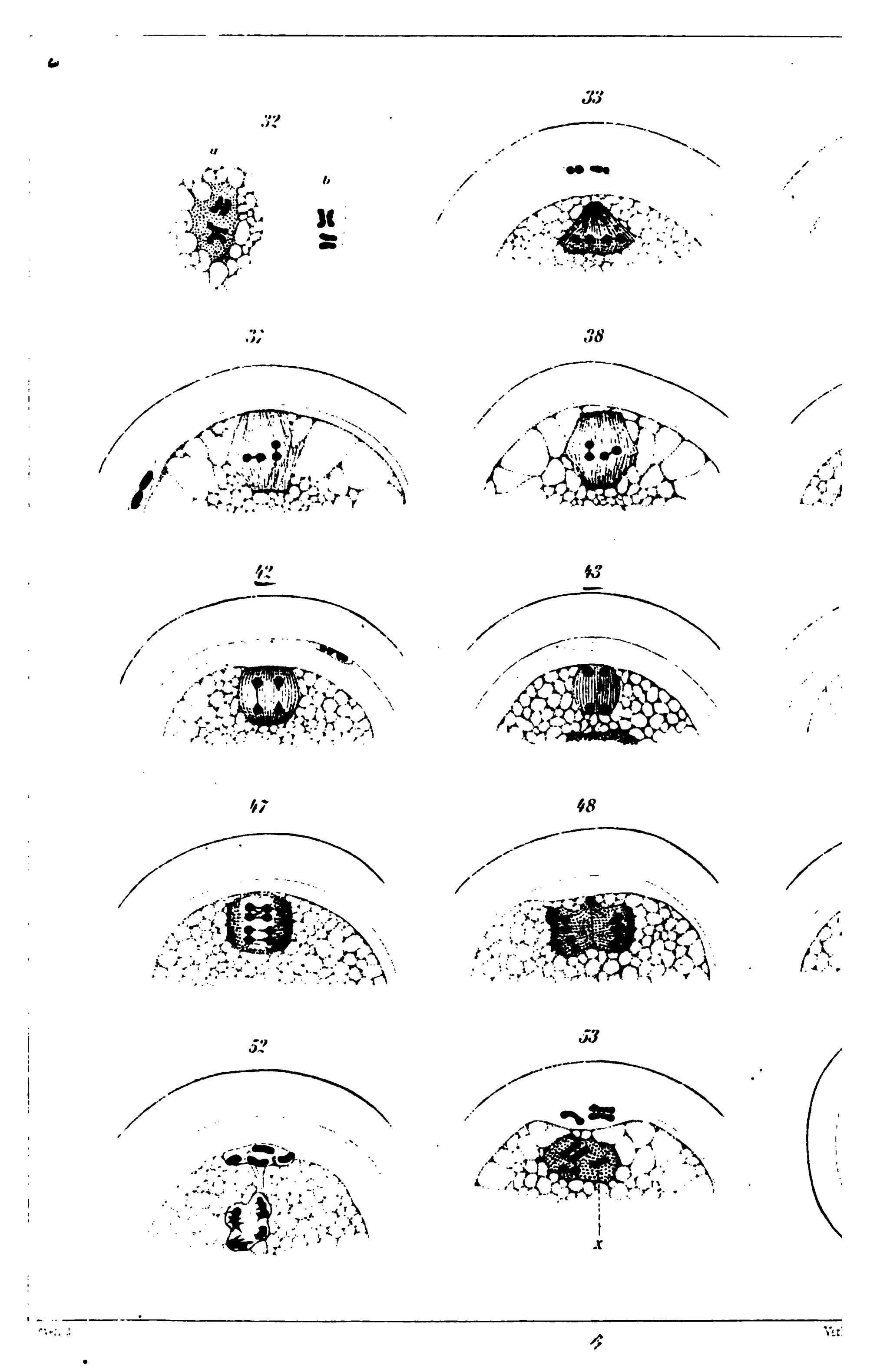

1
2
3
7
8
9
a
12
a
b
13
a
b
18
19
23
24
28
29

Taf. I.



scher ...




32
a
b
33
37
38
42
43
47
48
52
53
x

34 35 36

39 40 41

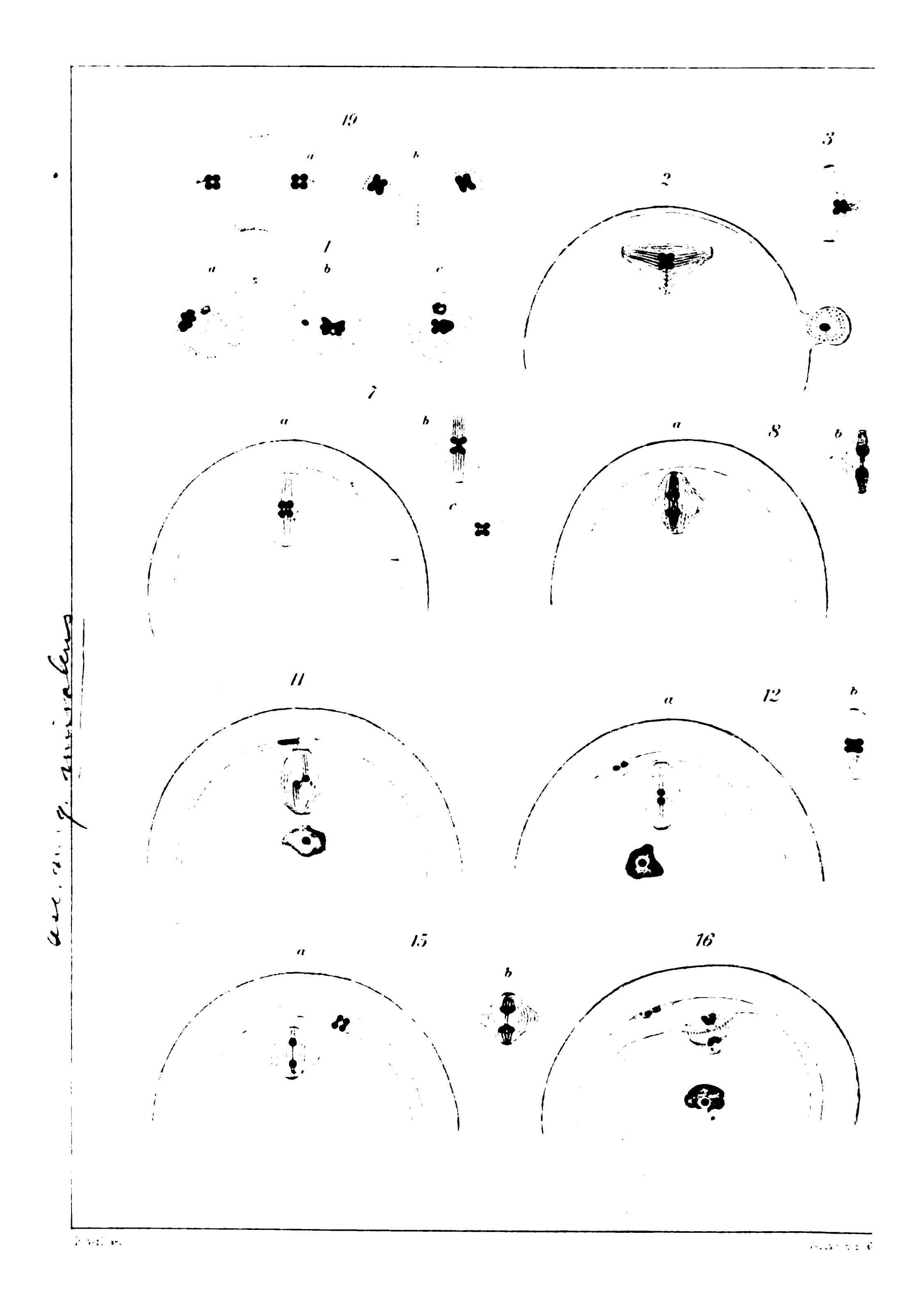
44 45 46

49 50 51

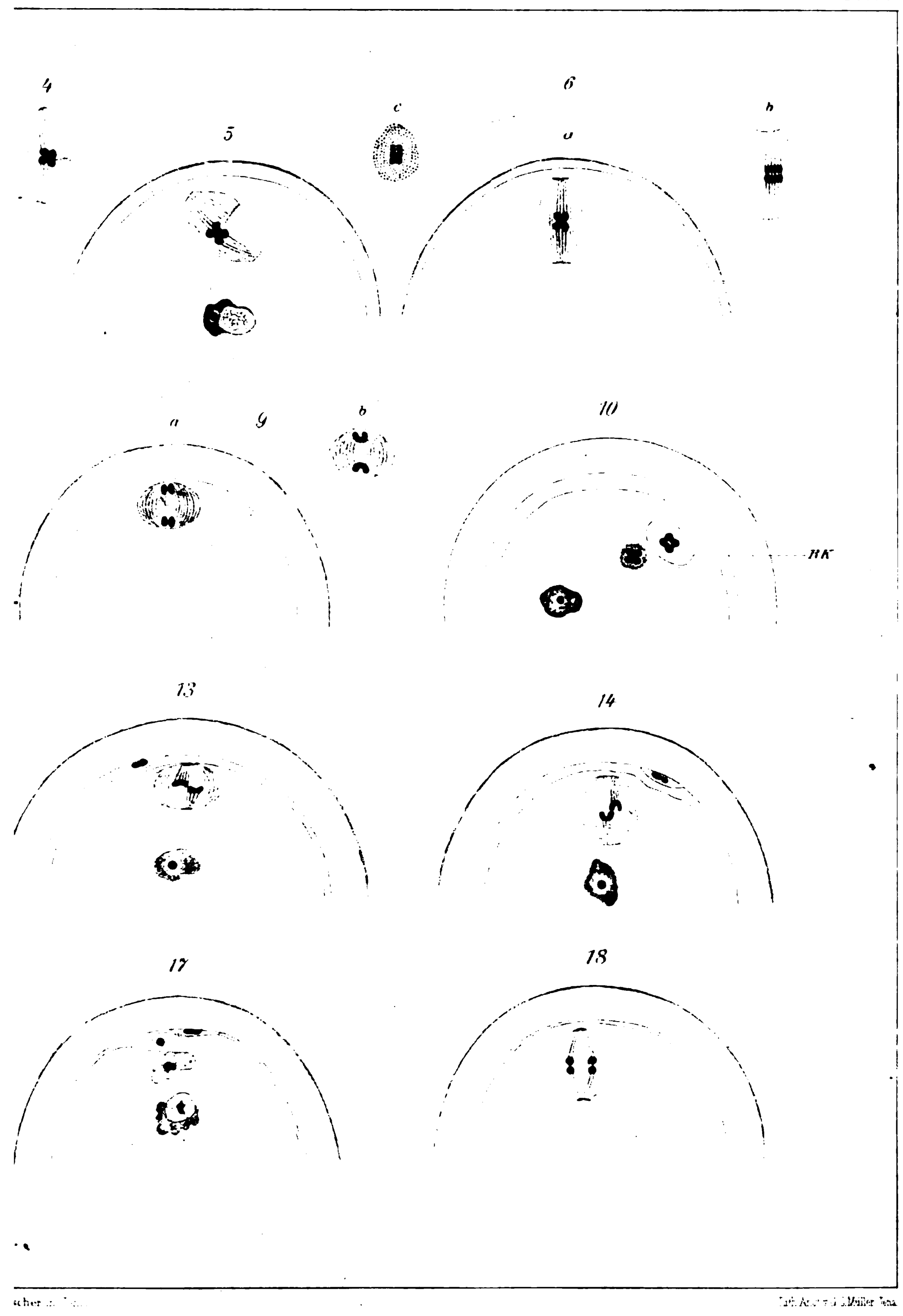
54 55 56

Fischer in Jena

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena

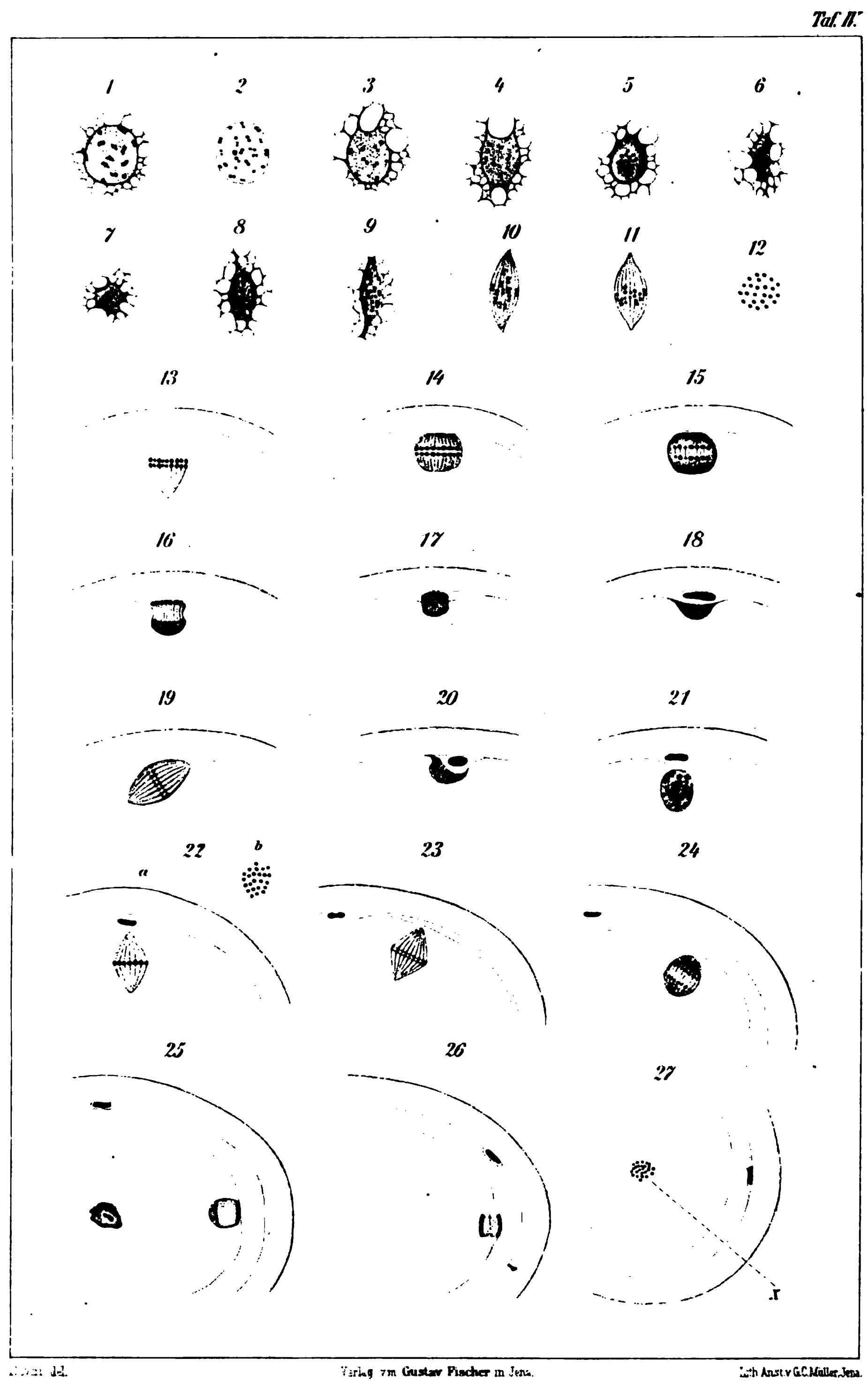


19
a
b
3
2
1
a
b
c
7
a
b
c
a
8
b
11
a
12
b
a
15
b
16

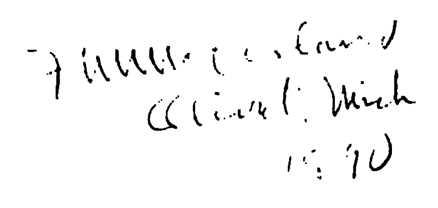


Lith. Anst. v. A. Müller, Jena

Taf. IV.



del.   Verlag von Gustav Fischer in Jena.   Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena.



Zellen-Studien

von

Dr. Theodor Boveri,
Privatdozent an der Universität München.

Heft 2.

Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala.

Mit 5 lithographischen Tafeln.

(Aus dem zoologischen Institut zu München).

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1888.



Inhaltsübersicht.



Bei der Aufmerksamkeit, welche das Ei von Ascaris megalocephala als ein zur Erforschung der Befruchtungs- und Teilungsvorgänge vorzüglich geeignetes Objekt in beständig wachsendem Maße auf sich zieht, darf wohl die Geschichte des im Folgenden behandelten Gegenstandes im großen und ganzen als bekannt vorausgesetzt werden; die einzelnen seit SCHNEIDER's Untersuchungen veröffentlichten Schriften sind am Ende dieses Heftes in chronologischer Reihenfolge zusammengestellt. Hier möchte ich nur ein paar Worte über jenes Werk sagen, das wohl die ganze folgende Litteratur über das Ascaridenei hervorgerufen hat und durch dessen Lektüre auch ich auf dieses Objekt geführt worden bin, — die große Monographie E. VAN BENEDEN's.

Obgleich bereits ein Meister wie FLEMMING [1]) diesem Werke nachgerühmt hat, daß dasselbe in der Geschichte cellularer Forschung einen der ersten Plätze einzunehmen bestimmt sei, halte ich es nicht für unbescheiden, wenn ich als einer, der den Gegenstand in gleichem Umfang wie VAN BENEDEN studiert und, wie ich glaube behaupten zu dürfen, gründlich studiert hat, das Urteil FLEMMING's in vollstem Maße bestätige. Da im Laufe der Darstellung einer Untersuchung naturgemäß am meisten die Differenzpunkte zwischen den eigenen Resultaten und denen der Vorgänger ans Licht treten, so mögen die hervorragenden Verdienste, die sich VAN BENEDEN um die Erforschung des Ascarideneies im Speziellen, wie damit zugleich um die Förderung cellularer Probleme überhaupt erworben hat, hier an bevorzugter Stelle und im Zusammenhang kurz gewürdigt werden.

Neben einer äußerst sorgfältigen Analyse der Struktur des Protoplasmas und wichtigen Aufschlüssen über den Bau, nament-

---

1) Biologisches Centralblatt, Band V, 1885/86, p. 166.

lich aber über die Entstehung des ruhenden Kerns, ist es vor allem die Lehre von der Kernteilung, welche durch das Werk VAN BENEDEN's in der bedeutendsten Weise gefördert worden ist. Indem der belgische Forscher zum ersten Mal für tierische Zellen und unabhängig von der kurz vorher erschienenen, pflanzliche Zellen behandelnden Arbeit HEUSER's [1]) auf das überzeugendste den Nachweis führte, daß von den beiden Tochterelementen, welche aus der von FLEMMING entdeckten Längsspaltung der Chromatinschleifen hervorgehen, jedes einer anderen der beiden Tochterzellen zu teil wird, war nach einer Richtung hin gewissermaßen der Schlußstein in das Gebäude unserer Erkenntnis des karyokinetischen Prozesses eingefügt; die Schicksale der chromatischen Substanz von der Vorbereitung eines Kerns zur Teilung bis zur Rekonstruktion der beiden Tochterkerne waren klar gestellt, und damit war nicht nur der Zweck der komplizierten Form- und Lageveränderungen der chromatischen Elemente bis zu einem gewissen Grade dem Verständnis erschlossen, sondern überdies eine sichere Grundlage für das Vererbungsproblem geschaffen, auf der in rascher Folge wesentlich übereinstimmende Theorien von verschiedener Seite aufgebaut werden konnten.

Aber noch in einer zweiten Richtung verdankt die Lehre von der karyokinetischen Teilung dem Buche VAN BENEDEN's eine sehr wichtige Bereicherung. Dadurch, daß VAN BENEDEN zu dem Resultat gelangte, die Spindelfasern seien nicht kontinuierlich von einem Pol zum andern ausgespannt, sondern beständen aus zwei Hälften, die sich jederseits an die zur Äquatorialplatte vereinigten chromatischen Elemente festheften, und indem er weiterhin die Bewegung der Tochterelemente auf eine Kontraktion dieser Fädchen zurückführte, hat er meines Erachtens den ersten richtigen Schritt zur Erklärung der Teilungsmechanik gethan, was um so mehr zu bewundern ist, als seine Präparate, nach den Zeichnungen (Pl. XIX.) zu urteilen, von den achromatischen Strukturen nur sehr wenig, jedenfalls viel weniger als manche schon früher veröffentlichte Abbildungen erkennen lassen, und somit die Vorstellungen, zu denen VAN BENEDEN gelangt ist, nur durch scharfsinnige Kombinationen erschlossen sein können. In diesem Mangel eines direkten Beweises für seine Angaben scheint mir der Grund zu liegen, warum dieselben von allen Autoren, welche nach ihm

1) E. HEUSER, Über Zellkernteilung. Botanisches Centralblatt 1884, No. 1—5.

an der Erforschung der Teilungsmechanik gearbeitet haben, vollständig ignoriert werden konnten.

Bekannt sind die Ergebnisse, zu denen VAN BENEDEN durch das Studium des Ascarideneies in betreff der Eireifung und Befruchtung geführt worden ist. Wenn auch, wie ich im ersten Heft dieser Studien nachgewiesen zu haben glaube, seine Lehre von der Richtungskörperbildung samt ihren Konsequenzen als verfehlt zu bezeichnen ist, kann auf der anderen Seite gegen die in seinem Werke niedergelegten Angaben über die Befruchtungsvorgänge ein begründeter Zweifel nicht erhoben werden, vielmehr sind dieselben als dauernde Errungenschaften von hervorragendem Wert dem sicheren Schatz der Thatsachen einzureihen.

Neben den wertvollen Aufschlüssen, welche wir VAN BENEDEN über die Schicksale der einzelnen Bestandteile des Samenkörpers im Ei verdanken, ist es vor allem die Entdeckung, daß Ei- und Spermakern nicht als sog. ruhende Kerne miteinander verschmelzen, sondern daß erst in der Spindel die aus einem jeden hervorgehenden zwei Chromatinschleifen mit denen des anderen Kerns zusammenkommen, wodurch ein höchst bedeutsamer Fortschritt gegenüber den bis dahin ermittelten Thatsachen erreicht ward.

Muß es schon nach der Reihe von Bildern, die VAN BENEDEN in seinem Buche zur Illustration dieses Verhaltens gegeben hat, als in hohem Grade unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß diese Bilder in einer von VAN BENEDEN's Darstellung abweichenden Weise erklärt werden könnten, so darf wohl nach den seither von CARNOY (6), von mir (10, 16) und KULTSCHITZKY (22) gelieferten Bestätigungen und nach den Ausführungen, die sowohl von mir (16) als auch von VAN BENEDEN und NEYT (14) gegen die Angriffe von ZACHARIAS (9) geltend gemacht worden sind, die Frage als dahin erledigt betrachtet werden, daß VAN BENEDEN von Anfang an vollkommen im Rechte war. Überdies werde ich demnächst zeigen, daß nicht nur bei Ascaris megalocephala und, wie CARNOY (6) nachgewiesen hat, bei einigen andern Nematoden von den chromatischen Elementen der ersten Furchungsspindel die eine Hälfte rein männlich, die andere rein weiblich ist, sondern daß dieser Satz auch für andere Würmer (Sagitta), sowie für Vertreter der Cölenteraten (Tiara), Echinodermen (Echinus), Mollusken (Pterotrachea, Carinaria, Phyllirhoë) und Tunicaten (Cionia) Geltung hat und damit wohl den Wert eines allgemeinen Gesetzes beanspruchen darf.

Die Wichtigkeit dieses von VAN BENEDEN zuerst erkannten Verhaltens ist so vielfach erörtert worden, daß ich hier darüber hinweggehen kann und nur die eine, durch die Publikationen von O. ZACHARIAS veranlaßte Bemerkung anfügen möchte, daß O. HERTWIG, als er seine Befruchtungs- und Vererbungstheorie näher ausführte [1]), die Resultate VAN BENEDEN's nicht nur kannte, sondern auch anerkannte und sogar zur Begründung seiner theoretischen Betrachtungen verwertete.

Hat VAN BENEDEN sonach durch seine Untersuchungen unsere Einsicht in das Leben der Zelle um eine Reihe fundamentaler neuer Thatsachen bereichert, so sehe ich einen kaum geringeren Wert seines Werkes in der erstaunlichen geistigen Durchdringung des Stoffes, in der Art und Weise, wie VAN BENEDEN jedes scheinbar unbedeutende Detail beachtet, eines mit dem anderen kombiniert, wie er jede Beobachtung von allen Seiten beleuchtet und nach allen Richtungen verfolgt und wie er so einer jeden Erscheinung einen neuen Gedanken abzugewinnen weiß. Wie vieles hiervon auch durch spätere Untersuchungen anders gestaltet werden mag, das Buch enthält eine Fülle von neuen Fragen und Ideen, und ich gestehe gern, wie viel Anregung und Belehrung ich gerade aus diesen Eigenschaften desselben geschöpft habe.

Daß auch nach der so äußerst sorgfältigen Durchforschung, welche VAN BENEDEN dem Ei des Pferdespulwurms hat angedeihen lassen, weiteren Untersuchungen noch ein fruchtbares Feld offen steht, das hat uns der belgische Forscher neuerdings selbst bewiesen, indem er, gemeinsam mit A. NEYT (11, 14), sowohl über die Genese der achromatischen Teilungsfigur, als auch über die Konstitution der Blastomerenkerne die Ergebnisse seiner ersten Abhandlung sehr wesentlich erweiterte.

In der gleichen Richtung hatte gleichzeitig ich selbst (10, 15) die in dem großen Werke VAN BENEDEN's niedergelegten Resultate ergänzen können, und die in den beiden angeführten Mitteilungen kurz beschriebenen Befunde sollen nun im Folgenden ihre ausführ-

---

1) O. HERTWIG, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.

liche Darstellung finden. Von den Hauptzielen, die ich dabei im Auge habe und zu deren Erreichung ich beitragen möchte, ist das eine die Erforschung der Konstitution des Kerns, die Geschichte der chromatischen Elemente.

Bekanntlich hat Rabl [1]) durch seine mit bewunderungswürdiger Ausdauer und Beobachtungskraft angestellten Untersuchungen die Aufmerksamkeit auf die merkwürdige Thatsache gerichtet, daß bei der Vorbereitung gewisser Kerne zur Teilung nicht nur die gleiche Zahl von Kernelementen auftritt, die in das Gerüst eingegangen war, sondern daß diese neuen Mutterschleifen überdies annähernd in der gleichen charakteristischen Gruppierung hervortreten, in welcher die Tochterelemente vor der Kernrekonstruktion zu einander gestellt waren.

Während nun Rabl diese Entdeckung in der Weise verwertet, daß er jedem Kern einen auf die erkannte Anordnung gegründeten einachsigen Bau mit differenten Polen vindiziert, von dem aus er dann die Erscheinungen der Teilung als den denkbar einfachsten Modus erklärt, um die gleiche Konstitution auf die beiden Tochterkerne zu übertragen, halte ich, nach meinen Erfahrungen an anderen Kernen, das Fortbestehen einer bestimmten Fadengruppierung im ruhenden Kern an sich für etwas vollkommen Bedeutungsloses; ich betrachte dasselbe nicht als den Zweck, sondern nur als gleichgültige Folge der durch die Teilungsmechanik bedingten Anordnung der Tochterelemente und sehe die Bedeutung des Rabl'schen Fundes vielmehr in der durch denselben, meines Erachtens, eröffneten Wahrscheinlichkeit, daß die chromatischen Elemente selbständige Individuen sind, die diese Selbständigkeit auch im ruhenden Kern bewahren.

Diese Anschauung suche ich an dieser Stelle auf zweierlei Wegen zu erweisen: einmal in der von Rabl vorgezeichneten Richtung durch die Vergleichung des entstehenden mit dem zur Teilung sich anschickenden Kern, zweitens durch die Verfolgung des Schicksals von chromatischen Elementen, welche infolge von Verschleppung oder sonst wie als überzählige einem Kern zu teil geworden sind.

Die Bedeutung, welche ein solcher Nachweis individualisierter Kernelemente haben müßte, scheint mir eine doppelte zu sein. Einerseits würde sich daraus eine gewisse Aussicht auf die Kon-

---

1) Rabl, Über Zellteilung. Morpholog. Jahrbuch, Band X, 1885.

stitution der Zelle überhaupt ergeben, die Idee, daß die Zelle selbst wiederum aus noch elementareren Organismen zusammengesetzt sein könne, die sich zu ihr verhalten, wie sie selbst zum Metazoënleib; auf der anderen Seite wäre mit jenem Nachweis ein Postulat unserer Vorstellungen über die Vererbung erfüllt und dadurch der Vererbungstheorie eine neue Stütze eingefügt. Wenn nämlich die chromatische Kernsubstanz der Vererbungsträger ist und demgemäß die Ähnlichkeit eines Kindes mit seinen beiden Eltern auf der Zusammenführung väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz im Ei beruht, so muß die Thatsache, daß die auf solche Weise hergestellte Qualitätenkombination in allen Organen des Kindes zur Geltung kommt, besonders aber der Umstand, daß diese Kombination in den symmetrischen Teilen der beiden Körperhälften in ganz identischer Weise sich ausprägt, die Annahme fordern, daß in allen Zellen des Körpers das gleiche Mengenverhältnis väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz besteht, das im Ei bestanden hat. Und diese Forderung, die man sich allerdings in verschiedener Weise erfüllt denken könnte, wäre sofort zur Thatsache erhoben, wenn es sich herausstellte, daß das Gerüst eines jeden Kerns aus einer bestimmten Zahl selbständiger Elemente zusammengesetzt ist, von denen die eine Hälfte Nachkommen der väterlichen, die andere Hälfte Abkömmlinge der mütterlichen Kernelemente des befruchteten Eies sind.

Endlich aber würde der Nachweis der Individualität der Kernelemente auch eine neue Forderung in sich schließen. Denn die Thatsache, daß die beiden im Befruchtungsakt sich vereinigenden Geschlechtszellen halb so viel chromatische Segmente enthalten als das befruchtete Ei, aus dem sie sich ableiten, würde verlangen, daß in irgend einer Keimzellengeneration eine Reduktion der Zahl der Kernelemente auf die Hälfte zustandekomme.

Bekanntlich ist WEISMANN[1]) auf ganz anderer Grundlage zu einem ähnlichen Schluß geführt worden, und wenn ich mich auch seinen Anschauungen über den Zeitpunkt und die Art der Reduktion nicht anschließen kann, so gelange ich doch auch von meinem Standpunkte aus zu der von dem hochverdienten Forscher gezogenen bedeutsamen Konsequenz, daß durch die postulierte Reduktion bei einem und demselben Individuum eine (mit der Zahl der Kernelemente wachsende) Verschiedenheit der Geschlechts-

1) Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.

zellen „in bezug auf die in ihnen enthaltenen Vererbungstendenzen“ hervorgebracht werden muß, eine Verschiedenheit, durch welche die bisher ganz rätselhafte Erscheinung, dass die Kinder gleicher Eltern einander niemals vollkommen ähnlich sind, in einfachster Weise einer Erklärung zugänglich würde.

Der zweite Punkt, den ich einer Klärung näher bringen möchte, ist die Mechanik der Kernteilung. Das Zusammentreffen einer Reihe der günstigsten Umstände im Ascaridenei: Kleinheit des Zellkörpers, Größe und geringe Zahl der chromatischen Elemente, die Sonderung dieser Körper in zwei oft weit von einanderentfernte Gruppen, die völlige Auflösung der Kernvakuole vor Ausbildung der karyokinetischen Figur, endlich die Möglichkeit, die Polkörperchen der Spindel schon lange vor der Teilung nachzuweisen und dieselben von einer Zellengeneration auf die nächste zu verfolgen — alle diese Umstände machen das Ei von Ascaris megalocephala zu einem Untersuchungsobjekt, dem sich bis jetzt kein zweites an die Seite stellen kann, und rechtfertigen wohl den Versuch, den hier mit einer nirgends sonst erreichten Genauigkeit verfolgbaren Teilungsvorgang in seine einzelnen Faktoren zu zerlegen, aktive und passive Bewegung voneinander zu scheiden, die einzelnen Erscheinungen in die Beziehung von Ursache und Wirkung zu einander zu bringen und der Natur der thätigen Kräfte nachzuspüren.

Die Lösung dieser Aufgabe ist schon von verschiedenen Seiten in Angriff genommen worden. Abgesehen von allgemeinen Vorstellungen über die Kräfte, welche bei der Karyokinese wirksam sein könnten, und neben Versuchen, einzelne Phänomene des Prozesses zu erklären, besitzen wir bereits mehrere den ganzen Verlauf in seinen Einzelheiten umfassende Hypothesen, so von Carnoy [1]), Platner [2]) und Berthold [3]). Auf diese untereinander sehr verschiedenen Versuche einzugehen, verschiebe ich auf eine

1) Carnoy, La cytodiérèse chez les Arthropodes. La Cellule, tom. I, f. 2, 1885.

2) G. Platner, Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Hist., Bd. III, Heft 10, 1886.

3) G. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

andere Gelegenheit. Nur ein Grundunterschied zwischen den Anschauungen der genannten Forscher und denen, die ich mir gebildet habe, mag hier schon hervorgehoben werden. Jene Autoren sind der Meinung, die Erscheinungen der Karyokinese direkt auf das Ineinandergreifen chemischer und physikalischer Kräfte zurückführen zu können, und, wo sie es nicht können, da spricht sich wenigstens die Überzeugung aus, daß es sich doch nur um vielleicht sehr verwickelte chemische und physikalische Vorgänge handle.

Meiner Überzeugung nach ist die Zelle nicht jenes einfache Kompositum aus chemischen Körpern, das sie sein müßte, wenn eine solche, am schärfsten bei Berthold durchgeführte Erklärungsweise Berechtigung und Aussicht auf Erfolg haben sollte; vielmehr sind noch die letzten Bestandteile der Zelle, die wir als bestimmte Formelemente nachweisen können, abermals organisierte Gebilde, die als Ganzes in ihren Lebensäußerungen jeder Erklärung durch chemisch-physikalische Kräfte spotten. Wenn wir also auch bis zu einem gewissen Grad in die Mechanik der Teilungsphänomene eindringen können, ähnlich etwa, wie wir an einem vielzelligen Tier die Mechanik des Schwimmens oder Fliegens, oder der Atmung und des Blutkreislaufs zu ermitteln vermögen, so bleiben doch in der Zelle ebenso, wie in dem Zellenstaat gerade die wichtigsten Phänomene unserer Einsicht verschlossen. Um nur die einfachsten Erscheinungen namhaft zu machen, so ist die Teilung der chromatischen Kernelemente, sowie die Teilung der Spindelpolkörperchen einer direkten chemischen oder physikalischen Erklärung ebenso unzugänglich, wie die Teilung der Zelle selbst, und wenn es richtig ist, daß — wie ich zu zeigen suche — die Chromatinsegmente während der Teilung durch den Zug der sich an dieselben festheftenden, nach Art von Muskelfibrillen wirksamen Spindelfasern bewegt werden, so haben wir schon darin eine Thätigkeit vor uns, die diese bewegenden Zellorgane über die Natur chemischer Körper weit erhebt.

Ganz abgesehen von diesen Schranken, die nur durch bedeutend leistungsfähigere optische Hilfsmittel zwar wohl nicht beseitigt, aber vielleicht weiter zurückverlegt werden könnten, verkenne ich nicht, wie mangelhaft der von mir im folgenden unternommene Erklärungsversuch noch ist und wie sehr derselbe — selbst die Richtigkeit der ganzen Beweisführung vorausgesetzt — einer Verbesserung fähig sein wird. Noch weniger aber beanspruche ich, eine auch für alle anderen Zellen gültige Erklärung

gegeben zu haben. Zwar glaube ich, daß bei jeder Karyokinese die Verteilung der Hälften eines jeden Kernelements auf die beiden Tochterzellen als der Zweck, die ganze achromatische Figur aber als das Mittel, als der mechanische Apparat zu betrachten ist, um diesen Zweck zu erreichen; allein im Einzelnen dürften die die Kernteilung vermittelnden Einrichtungen doch verschiedener sein, als es die Übereinstimmung gewisser Bilder, so besonders die überall ziemlich gleichartige, charakteristische Figur der fertigen „Kernspindel" vermuten ließe. Wenn ich z. B. meine Erfahrungen an Ascaris megalocephala mit den Resultaten vergleiche, zu denen FLEMMING[1]) beim Studium der Spermatocyten von Salamandra gelangt ist: wenn wir in diesen Zellen die achromatische Spindel als einen von Anfang an einheitlichen, von den chromatischen Elementen unabhängigen Körper auftreten sehen, während dieselbe dort aus zwei völlig getrennten Organen sich aufbaut, die nur durch die Vermittelung der chromatischen Elemente zu einer Spindelfigur zusammentreten, und wenn wir weiterhin in jenem Fall die chromatischen Elemente nur an der Oberfläche des Spindelkörpers angeordnet finden, während sie bei Ascaris meg. zu einer die Spindel durchsetzenden Platte zusammengelagert sind, so müssen diese Unterschiede, neben denen sich noch manche andere anführen ließen, eine unmittelbare, auf alle Einzelheiten sich erstreckende Vergleichbarkeit beider Fälle ausschließen.

Ist es richtig, daß die ganze achromatische Figur nur als Mittel zur richtigen Verteilung der chromatischen Elemente von Bedeutung ist, dann haben diese Variationen, meines Erachtens, nichts Auffallendes. Denn es scheint mir wohl annehmbar zu sein, daß, wie bei verschiedenen Typen der vielzelligen Tiere, so auch bei verschiedenen Zellenarten der gleiche Zweck hier auf diese, dort auf eine andere Weise erreicht werden könne.

Was endlich die Befruchtungserscheinungen betrifft, so beschränke ich mich in dieser Arbeit darauf, einfach die Veränderungen, die die einzelnen Bestandteile des Samenkörpers von dessen Eindringen ins Ei an erleiden, und die Beziehungen, in welche sie zu den verschiedenen Organen des Eies treten, zu schildern, ohne den üblichen Versuch zu machen, den Vollzug der Befruchtung an einen bestimmten Moment zu fixieren.

---

1) FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Band XXIX.

Es hat sich mir im Laufe meiner Beschäftigung mit diesem Gegenstand die Überzeugung ergeben, daß, wenn wir in der Ergründung des Befruchtungsproblems weiterkommen wollen, vor allem aufs schärfste unterschieden werden muß zwischen Befruchtung und Vererbung, d. h. zwischen der Frage, wie sich Ei und Spermatozoon zu einer teilungsfähigen Zelle ergänzen, und jener, wie diese Zellen und ihre Nachkommen die Qualitäten beider Eltern zu reproduzieren imstande sind. Mögen auch, wie man angenommen hat, beide Erscheinungen an den gleichen Bestandteil der Zelle geknüpft sein, so erfordern doch die beiden Probleme eine ganz verschiedene Behandlung.

Die Vererbungsfrage scheint mir in ihrer gegenwärtigen Gestalt einer befriedigenden Lösung schon viel näher zu stehen als die der Befruchtung. Denn wenn auch die Art, wie die Struktur eines gewissen Organs des Zellkörpers der Zelle einen ganz bestimmten Charakter zu geben vermag, ein volles Rätsel ist, so findet doch unter der Annahme, daß das Chromatin der Vererbungsträger sei, nicht nur die Forderung gleicher Mengen von Vererbungssubstanz in den kopulierenden Geschlechtszellen durch die bisher ermittelten Thatsachen ihre Erfüllung, sondern es wird überdies durch die Erscheinungen der Karyokinese verständlich gemacht, wie die im befruchteten Ei hergestellte Kombination väterlicher und mütterlicher Qualitäten auf alle Zellen des neuen Organismus übertragen werden kann; ja man kann sagen, daß die karyokinetische Teilung überhaupt nur unter dieser Voraussetzung einen Sinn bekommt. Damit werden wir uns einstweilen begnügen müssen, bis es vielleicht gelingt, auf experimentellem Wege auch dieser Frage eine festere Grundlage zu geben.

Anders verhält es sich mit dem Befruchtungsproblem. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir über die jetzt geltenden morphologischen Definitionen hinaus zu einer tieferen Einsicht gelangen können. Wenn wir den Begriff der Befruchtung in dem oben bezeichneten strengen Sinn nehmen, so läßt sich das Befruchtungsproblem in folgende Fassung bringen: Welches sind die Bedingungen der Kern- und Zellteilung; was fehlt hiervon dem Ei, was fehlt den Spermatozoon; wie ergänzen sich beide zu einer mit allen zur Teilung nötigen Organen und Qualitäten ausgerüsteten Zelle? In dieser einfachen Umschreibung scheint mir genau der Weg vorgezeichnet zu sein, auf welchem die Lösung der Befruchtungsfrage angestrebt werden muß, und daraus ergiebt sich

als erste und unerläßliche Aufgabe die sorgfältigste Analyse der Kern- und Zellteilung.

Zur Erreichung dieses Zieles wird vor allem das Experiment in Betracht kommen, d. h. das Studium der Teilung an Zellen, in denen entweder durch mechanische Entfernung einzelner Organe oder durch Lähmung gewisser Bestandteile infolge chemischer oder thermischer Beeinflussung die normalen Verhältnisse gestört sind. Die außerordentliche Bedeutung dieser Art der Forschung ist uns ja bereits aufs eindringlichste zur Anschauung gebracht worden in den Experimentaluntersuchungen der Brüder Hertwig [1]), durch welche nicht nur die Methode einer derartigen Behandlungsweise festgestellt, sondern überdies eine Reihe der merkwürdigsten und folgenschwersten neuen Thatsachen ans Licht gebracht worden ist. Ich benütze diese Gelegenheit, um nicht nur Herrn Professor Richard Hertwig für die aus persönlichem Verkehr geflossene vielfache Anregung zu danken, sondern auch den großen Einfluß hervorzuheben, den das angeführte Werk der genannten Forscher auf meine ganze Betrachtungsweise cellularer Probleme ausgeübt hat.

Selbstverständlich bleibt auch neben den Erfolgen der experimentellen Methode dem Studium des normalen Befruchtungs- und Teilungsvorgangs an möglichst günstigen Objekten seine Bedeutung gewahrt. Indem auf solchem Wege durch die gleichzeitigen Untersuchungen von mir und van Beneden und Neyt unsere Einsicht in den Aufbau der karyokinetischen Figur wesentlich vertieft worden ist, konnte ich auf dieser Grundlage bereits den Versuch machen (25), die Teilungsfähigkeit des befruchteten Eies auf die Vereinigung bestimmter Organe von Ei- und Samenzelle zurückzuführen, und damit eine physiologische Erklärung der Befruchtung geben, deren Berechtigung mir durch die Erfahrungen, die ich seitdem gemacht habe, noch sicherer geworden ist. Aber auch hier wird man die Möglichkeit nicht außer Acht lassen dürfen, daß die Qualitäten, welche in ihrer Vereinigung die Teilungsfähigkeit ausmachen, sowohl in den Zellen verschiedener Organismen verschiedene sein, als auch in verschiedener Weise auf Ei- und Samenzelle verteilt sein könnten, daß

---

1) O. u. R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.

also der überall gleiche, als „Befruchtung“ bezeichnete Effekt in variabler Weise erreicht werden könnte.

Da ich die einzelnen im vorstehenden angedeuteten Probleme an anderer Stelle auf breiterer Grundlage zu behandeln gedenke, sehe ich in der vorliegenden Arbeit von Betrachtungen allgemeiner Natur ab und berücksichtige auch die Litteratur im ganzen nur insoweit, als sie das gleiche Objekt zum Gegenstand hat.

I. Methode der Untersuchung.

Es ist bekanntlich die Regel, daß die Eier, welche man bei Ascaris megalocephala in der Vagina findet, nicht weiter entwickelt sind als bis zu jenem Stadium, wo Ei- und Spermakern als kugelige Bläschen bald dicht nebeneinander, bald weiter voneinander entfernt im Protoplasma liegen; VAN BENEDEN konnte seine Präparate späterer Stadien (pag. 282) nur durch Benutzung des Umstandes erhalten, daß die Eier sich in verdünntem Alkohol noch längere Zeit fortentwickeln.

So allgemein man nun aber auch die Entwickelung der noch im mütterlichen Körper befindlichen Eier nicht weiter als bis zu dem genannten Zustand vorgeschritten findet, so giebt es doch auch Ausnahmen von dieser Regel. Ich habe, allerdings nur ein einziges Mal, in einigen sehr großen Würmern, die ich selbst dem Darm des vor meinen Augen geschlachteten Pferdes entnahm, Eier in verschiedenen Stadien der Furchung angetroffen. Die Tiere waren noch vollkommen lebendig und konnten durch Erwärmung zu den lebhaftesten Bewegungen veranlaßt werden. Indem ich nun solche Eier in der Weise, die ich im ersten Teil dieser Studien beschrieben habe, durch Hitze abtötete, war die größtmögliche Sicherheit geboten, daß die Präparate, wenigstens in ihrer gröberen Anordnung, vollkommen dem lebenden Zustand entsprachen.

Auf diese Weise erhielt ich genau die Bilder, welche VAN BENEDEN beschrieben hat, womit denn ein vielleicht noch möglicher Zweifel an der Zuverlässigkeit seiner Präparate ausgeschlossen und überhaupt bewiesen war, daß die Behandlung der Eier mit kalten Reagentien, selbst wenn diese erst nach längerer Einwirkung die Schale zu durchdringen vermögen, normale Bilder liefern kann. Ja es scheint mir, daß eine pathologische Weiterentwickelung in Eiern, welche das Stadium der bläschenförmigen Vorkerne überschritten haben, bei keiner Konservierungsweise vorkommt. Denn ich mochte diese Eier behandeln, wie ich wollte, ich habe überhaupt nur eine außerordentlich geringe Zahl abnormer Bilder erhalten, und diese sind alle von einer Art, daß sie wohl auf Ur-

sachen, die im Ei selbst liegen, zurückgeführt werden müssen. Dadurch wird aber eine besonders von mir früher ausgesprochene Vermutung, wonach die vielfachen pathologischen Figuren, die man in Präparaten von reifenden Eiern so häufig antrifft, als Folge einer zunächst nicht tötlichen Reagenswirkung zu erklären seien, im höchsten Grade unwahrscheinlich gemacht. Denn es wäre doch sonderbar, wenn eine solche Einwirkung das Ei nur bis zu einem bestimmten Entwickelungszustand, und zwar sehr häufig, und von da an überhaupt nicht mehr treffen sollte. Viel natürlicher scheint mir jetzt eine andere Erklärung zu sein, auf die CARNOY[1]) hingewiesen hat und die auch ich bereits im ersten Heft dieser Studien (pag. 20) herangezogen habe, die nämlich, daß auf die reifenden, bei der Körpertemperatur des Wirtes sich entwickelnden Eier die Abkühlung, der dieselben vor der Fixierung oft lange Zeit hindurch ausgesetzt sind, pathologisch verändernd einwirkt, während für die sich furchenden Eier, die zu dieser Zeit den Körper des Wirtes in der Regel schon verlassen haben, niedere Temperatur keine Schädlichkeit ist.

Für das genauere Studium der Befruchtungs- und Teilungserscheinungen habe ich nun die Eier nach zwei verschiedenen Methoden fixiert: entweder ich brachte die Eiröhren in Alkohol von verschiedener Konzentration, dem 1 % Essigsäure zugesetzt war, oder in Pikrin-Essigsäure genau in der gleichen Weise und mit der gleichen Weiterbehandlung, die ich im ersten Heft (pag. 11) ausführlich beschrieben habe.

Beide Methoden haben ihre Vorzüge und ergänzen sich gegenseitig. Die mit Alkohol-Essigsäure behandelten Eier zeigen eine sehr gute Konservierung ihrer chromatischen Substanz, die in Boraxkarmin eine ganz vorzüglich distinkte Färbung annimmt; dagegen ist von den achromatischen Zellstrukturen nur sehr wenig zu erkennen. In dieser Hinsicht leistete mir umgekehrt die Konservierung in Pikrinessigsäure die besten Dienste, während sie die Kernstruktur, besonders im Zustand des Gerüstes, weniger gut erhält. Auf die großen Verschiedenheiten der Bilder, die sich bei dieser Fixierungsweise ergeben, werde ich im IV. Abschnitt zu sprechen kommen.

---

1) CARNOY, I. Conférence, II. Appendice. La Cellule, tom. III, fasc. 2.

Seitdem ich das letzte Mal einen lebenden Pferde-Spulwurm in der Hand gehabt habe, sind von verschiedenen Seiten (11, 19, 23) neue Konservierungsmethoden für die Eier dieser Tiere angegeben worden, unter denen besonders die Behandlung mit Eisessig oder Alkohol und Eisessig zu gleichen Teilen eine große Rolle spielt. Leider konnte ich mir wegen Mangels an Material ein auf eigene Erfahrung gegründetes Urteil über den Wert dieser Methoden nicht bilden. Daß sie mehr leisten sollten als diejenigen, welche ich benutzt habe, muß ich nach den Ergebnissen, welche mit denselben erreicht worden sind, bezweifeln.

II. Das Spermatozoon von seinem Eindringen ins Ei bis zur Ausstofsung des zweiten Richtungskörpers.

Die Kopulation der Geschlechtszellen, sowie die weiteren Schicksale des Spermatozoons im Ei hat VAN BENEDEN (3) mit solcher Ausführlichkeit behandelt, daß ich mich auf wenige, teils ergänzende, teils berichtigende Bemerkungen beschränken kann. VAN BENEDEN hat mit einer Fülle von Detail am Ei von Ascaris megalocephala eine spezifische Empfängnisstelle, eine Micropyle, beschrieben, dadurch bedingt, daß die Eimembran an dem einen Ende der Eiachse in einem gewissen, wahrscheinlich zirkulären Bereich unterbrochen ist, so daß das Protoplasma an dieser Stelle als „bouchon d'imprégnation" nackt hervortritt; nur hier soll das Spermatozoon ins Ei eindringen können.

Von allen Beobachtern, die vor oder gleichzeitig mit VAN BENEDEN die Befruchtung der Ascariden-Eier studiert haben, hat keiner von einer solchen beschränkten Imprägnationsstelle etwas wahrgenommen, mit Ausnahme von MEISSNER, der eine Micropyle bei allen Nematodeneiern gesehen haben will. Allein seine Angaben sind mit Recht in Zweifel gezogen worden, und VAN BENEDEN selbst kommt mit allen übrigen Autoren, die dieser Frage näher getreten sind, zu dem Schluß: die Micropyle MEISSNER's existiert nicht (pag. 153).

Ob nun der von ihm selbst beschriebenen eine größere Realität zukommt, erscheint mir zum mindesten sehr zweifelhaft. Ich habe mich, so wenig wie ZACHARIAS (9), von dem Vorhandensein einer solchen spezifischen Empfängnisstelle am Ascaridenei überzeugen können und schließe mich, was diese Verhältnisse betrifft,

den Auseinandersetzungen des genannten Forschers vollkommen an. Ich habe kopulationsreife Eier von tadelloser Konservierung durch Verschiebung des durch ein starkes Haar gestützten Deckglases nach allen Richtungen gedreht und wohl von allen Seiten betrachtet, trotzdem aber nicht die geringste Spur einer polaren Differenzierung, wie van Beneden eine solche auf Tafel X zeichnet, auffinden können. Ein einziges Mal sah ich an einem Ei von mäßig gutem Erhaltungszustand eine Anordnung, die man vielleicht als „bouchon d'imprégnation" hätte bezeichnen können, wenn nicht das Spermatozoon im Begriff gewesen wäre, an einer davon weit entfernten Stelle einzudringen.

Freilich ist die Versicherung, ein von anderer Seite beschriebenes Verhalten nicht auffinden zu können, jenen positiven Angaben gegenüber von sehr geringem Wert, solange es nicht möglich ist, Thatsachen vorzulegen, die mit jenen Befunden oder wenigstens mit der Deutung, die dieselben erfahren haben, unvereinbar sind.

Solche Thatsachen aber lassen sich hier beibringen, sie bieten sich in jenen allerdings äußerst seltenen Fällen dar, wo mehrere Spermatozoën zur Kopulation mit einem Ei gelangen. Unter der Unzahl von Eiern, die mir bei meinen Untersuchungen zu Gesicht gekommen sind, habe ich nur zwei mit mehr als einem Spermatozoon gefunden, und zwar enthielten beide Eier deren zwei. In dem einen derselben war das Keimbläschen im Begriff, sich zur ersten Richtungsspindel umzubilden, die beiden Spermatozoën lagen noch ziemlich nahe an der Oberfläche und waren um etwa 90° voneinander entfernt. An dem andern Ei waren die beiden Samenkörper erst im Eindringen begriffen, sie ragten mit ihrem hinteren Abschnitt aus dem kugeligen Eikörper hervor und zwar an zwei einander nahezu entgegengesetzten Punkten der Oberfläche. van Beneden giebt an (p. 145), daß in jenen Fällen, wo zwei Spermatozoën im Ei angetroffen werden, dieselben einander dicht angeschmiegt seien, was für die Ansicht spräche, daß sie gleichzeitig am bouchon d'imprégnation eingedrungen seien. In der That ist wohl anzunehmen, daß in den von ihm beobachteten Fällen beide Spermatozoën an der nämlichen Stelle aufgenommen worden sind. Allein eine solche Annahme ist schon für das erste der von mir beobachteten Eier sehr unwahrscheinlich, für das zweite aber völlig ausgeschlossen. Dieser letztere Befund stellt es außer Zweifel, daß das Spermatozoon an verschiedener und somit wohl an jeder beliebigen Stelle seinen Weg in den Dotter finden kann.

Angesichts dieser teils negativen, teils positiven Ergebnisse halte ich mich für berechtigt, die Micropyle van Beneden's für eine Struktur des Eies zu erklären, die mit der Kopulation der Geschlechtszellen gar nichts zu thun hat, wenn sie nicht überhaupt als ein, sei es durch mangelhafte Konservierung, sei es durch Quetschung veranlaßtes Kunstprodukt anzusprechen ist.

Damit aber muß zugleich die Erklärung aufgegeben werden, die nach der Anschauung van Beneden's für den normalen Kopulationsvorgang, nämlich das Eindringen eines einzigen Spermatozoons, sich aufstellen ließ. Seine Vorstellungen über die Einrichtungen, welche die monosperme Befruchtung garantieren, sind ungefähr die folgenden: Ei und Spermatozoon sind in einem gewissen Bereich, jenes am bouchon d'imprégnation, dieses im ganzen Umfang des sog. Kopfabschnittes hüllenlos, im übrigen Teil von einer Membran bekleidet. Bei der Kopulation legen sich die membranlosen Stellen der beiden Zellen aneinander; ist der Kopfabschnitt bis zu einer gewissen Tiefe eingedrungen, so kommt der freie Rand der Eihaut mit dem freien Rand der Membran des Samenkörpers in Berührung, und beide Membranen verschmelzen nun zu einer einzigen, der „membrane ovospermatique" (p. 164). Das Ei ist also nur an beschränkter Stelle für die Spermatozoën zugänglich, aber auch hier nur für ein einziges. Denn das erste, welches diesen Weg findet, verschließt ihn zugleich für alle übrigen.

Für das Spermatozoon kann ich allerdings die Angabe van Beneden's, daß die Oberfläche desselben, entsprechend den beiden scharf unterschiedenen Abschnitten, dem Kopf- und Schwanzteil, in verschiedener Weise differenziert sei, bestätigen, wenn ich auch das Vorhandensein einer isolierbaren Membran an dem kegelförmigen Schwanzabschnitt nicht habe feststellen können.

Allein diese Eigentümlichkeit des Samenkörpers kann als Mittel zur Erreichung der monospermen Befruchtung nur unter der Voraussetzung gelten, daß auch am Ei eine entsprechende Differenzierung besteht; sie wird in dieser Hinsicht völlig gleichgültig, sobald es feststeht, daß die Kopulation nicht an eine beschränkte Stelle der Eioberfläche gebunden ist.

Wir müssen, wie ich glaube, für die Ascarideneier gerade so wie für viele andere Eier zu der Annahme greifen, daß das Ei infolge der Kopulation mit dem ersten Spermatozoon eine eigentümliche Veränderung erleidet, die sich fast momentan über die ganze Oberfläche verbreitet und alle übrigen Spermatozoën am

Eindringen hindert. Nur wenn das Ei krank oder durch äußere Einwirkungen vorübergehend in seinen Lebensfunktionen gestört ist, verliert es diese Fähigkeit: es tritt Polyspermie ein. Solche Eier mit 6, 8 und 10 Spermatozoën in den verschiedensten Stadien des Eindringens hat Zacharias (9) beobachtet; er bemerkt (p. 143), daß dieselben im Gerüstwerk ihrer Zellsubstanz, in der Struktur der Dotterhaut und in der Anordnung der Chromatinstäbchen der ersten Richtungsfigur Störungen erkennen lassen. „Es sind also jedenfalls kranke oder abortive Eier gewesen.“

Fraglich dagegen dürfte es sein, ob man auch die von mir beobachteten Eier, welche zwei Spermatozoën enthalten, einfach mit der Bezeichnung „pathologisch“ abthun darf. Sichtbare Kennzeichen einer krankhaften Beschaffenheit irgend welcher Bestandteile der Kern- oder Zellsubstanz sind an diesen Eiern durchaus nicht nachzuweisen. Auch ist das eine, welches noch keine merkbare Verdickung der Dotterhaut zeigt, rings von einer großen Anzahl von Spermatozoën bedeckt, von denen doch wohl eines oder das andere hätte zur Kopulation gelangen müssen, wenn dies nicht durch einen Widerstand des Eies verhindert worden wäre. Ich glaube demnach, wir müssen uns für diese Fälle nach einer anderen Erklärung umsehen, und bei einem solchen Versuch werden wir durch ein Verhalten, welches besonders an dem einen der beiden Eier sehr deutlich ausgeprägt ist, sogleich in eine bestimmte Richtung gedrängt. Ich habe oben berichtet, daß an dem einen dieser Eier die beiden Spermatozoën bereits völlig ins Innere eingedrungen sind; sie liegen jedoch der Oberfläche noch ziemlich nahe und sind beide ungefähr gleich weit von derselben entfernt. An dem anderen Ei, aus dessen Oberfläche die beiden Samenkörper mit ihrem Schwanzabschnitte noch hervorragen, während nur der Kopfteil eingedrungen ist, tritt diese zeitliche Übereinstimmung in den Beziehungen derselben zum Ei noch viel deutlicher hervor. Sie legt gewiß den Schluß sehr nahe, daß in diesen Fällen die beiden Spermatozoën auch gleichzeitig zur Kopulation, d. h. in jene intime Beziehung zum Ei gelangt sind, welche sich an den Samenkörpern der Ascariden so charakteristisch durch die Fähigkeit, Farbstoffe festzuhalten, äußert, eine Eigentümlichkeit, welche bereits hervortritt, wenn das begünstigte Spermatozoon noch nicht den geringsten Schritt ins Innere gemacht hat.

Nimmt man mit Zacharias (9) an, daß das Spermatozoon die schon vor der Besamung vorhandene Membran des Eies in beschränktem Bereich auflösen müsse, um eindringen zu können, so

könnte man sich das Eindringen von 2 Spermatozoën dadurch bedingt denken, daß dieselben mit dieser Vorarbeit genau zur gleichen Zeit fertig werden, so daß jene abweisende Kraft, welche das Ei im Moment der Verbindung mit dem männlichen Element erwirbt, — mag sie nun bestehen, worin sie will — in diesem Fall das Eindringen von zwei Samenkörpern nicht mehr verhindern kann. Da ein solcher Fall von völliger Gleichzeitigkeit sehr selten vorkommen wird, so wäre damit das normale Verhalten, das Eindringen eines einzigen Spermatozoons, zur Genüge erklärt.

Wie ein Ei, das mehr als ein Spermatozoon aufgenommen hat, sich weiterhin verhält, — ob beide Spermakerne sich mit dem Eikern verbinden und wie in diesem Falle die Furchung verläuft, oder ob nur der eine sich mit dem Eikern vereinigt, und welche Schicksale nun der andere erfährt, ob er sich selbständig weiterentwickelt oder ob er zu Grunde geht — für diese interessanten Fragen kann ich bis jetzt leider keine Beobachtungen anführen.

Während das Keimbläschen, welches im nicht kopulierten Ei eine annähernd zentrale Lage einnimmt, nach der Besamung unter allmählicher Umbildung zur ersten Richtungsspindel an die Oberfläche emporsteigt, dringt das Spermatozoon immer tiefer ins Innere vor, bis es nun seinerseits den Mittelpunkt des Eies erreicht hat, wo es bis zur Ablösung des zweiten Richtungskörpers verweilt. Die Veränderungen, die es während dieser Periode in seiner Form und Protoplasmastruktur erleidet, hat van Beneden so vorzüglich beschrieben, daß ich seiner Schilderung nichts hinzuzufügen wüßte. Auch bin ich, gleich ihm, zu der Überzeugung gelangt, daß diese Umbildungen im Sinne einer langsamen Entartung und Auflösung aufzufassen sind. Dagegen kann ich seinen Anschauungen über das Verhalten des Spermakerns während der Richtungskörperbildung nicht zustimmen. van Beneden betont an verschiedenen Stellen seines Werkes, daß der Kern des Spermatozoons in dieser Zeit kaum irgend welche Veränderungen erleide (p. 245), daß er zur Zeit der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers die nämlichen Charaktere aufweise wie in den nicht kopulierten Spermatozoën, und daß die Mannigfaltigkeit, die man in seinem Aussehen beobachten könne, die Grenze der Variationen, welche freie Spermatozoën darböten, nicht überschreite (p. 274). Gegen diese Behauptungen sprechen nicht allein die Angaben aller übrigen Autoren (Nussbaum, Carnoy, Zacharias), sondern auch

die Beschreibung van Beneden's selbst steht damit in Widerspruch. Der Kern des Spermatozoons, wie dieses in das Ei eindringt, ist eine homogene, stark lichtbrechende, intensiv färbbare Kugel; auf die Variationen in der Größe derselben und einige andere Abweichungen werde ich unten zu sprechen kommen. Je länger das Spermatozoon im Ei gelegen hat, je weiter also die Reifung vorgeschritten ist, um so mehr entfernt sich der Kern in Größe, Form und Struktur von diesem Zustand. Die Modifikationen, die er erleidet, sind von zweierlei Art. Erstens finden wir die ursprünglich wenigstens scheinbar einheitliche Chromatinmasse häufig in zwei gleiche Portionen zerfallen, die bald dicht aneinander liegen, bald durch einen ziemlich beträchtlichen Zwischenraum voneinander entfernt sind, und zweitens erfährt jedes dieser Teilstücke unter allmählicher Größenzunahme und mannigfachem Wechsel der Form eine beträchtliche Veränderung seiner Struktur derart, daß die Vergrößerung offenbar auf dem Aufquellen einer achromatischen Grundlage besteht, in welcher nun das vorher konzentrierte Chromatin sich ausbreitet, wobei entweder das ganze Körperchen gleichmäßig an der Fähigkeit, Farbstoffe festzuhalten, verliert, oder in einer wenig chromatischen Grundsubstanz größere und kleinere stark färbbare Körner sichtbar werden. Diese beiden Momente müssen scharf auseinandergehalten werden. Je nachdem das eine oder das andere sich früher und stärker ausprägt, und je nach der Lagerung des Eies zum Auge des Beobachters, zeigt der Spermakern ein wechselndes Aussehen. Nicht selten findet man in Eiern, die in der Bildung des ersten Richtungskörpers begriffen sind, den Kern des Spermatozoons einfach in zwei Halbkugeln zerfallen, die meist mit ihren Grundflächen einander fast bis zur Berührung genähert sind und noch ebenso homogen erscheinen, wie vorher der einheitliche Kern (Fig. 3, Taf. I). In anderen Eiern ist die Zweiteilung auf diesem Stadium noch gar nicht zu erkennen; dagegen kann schon jene Differenzierung in achromatische Grundsubstanz und chromatische Körner sehr deutlich ausgeprägt sein (Fig. 5). Man könnte leicht zu der Annahme verleitet werden, die homogene Kugel sei, wie dort in zwei, so hier in eine größere Zahl isolierter Stücke zerfallen. Allein viele andere Fälle, besonders aus weiter entwickelten Eiern, belehren uns ganz klar (Fig. 6), daß diese zahlreichen Kügelchen nur Unterabteilungen jener zwei primären Portionen sind, die wir, wie sich später zeigen wird, als chromatische Elemente in jenem beschränkten Sinn, den ich im vorigen Heft definiert habe, bezeichnen müssen.

Es ist kein Zweifel, daß auch VAN BENEDEN solche oder ähnliche Bilder vor sich gehabt hat. Auf S. 246 heißt es: „. . d'autres fois le noyau paraît bosselé à sa surface, ou bien encore il ressemble à une petite rosace; souvent l'on voit de sa surface partir des filaments d'épaisseur variable, dont la direction est d'ordinaire radiaire. J'ai trouvé des noyaux fragmentés. Dans un noyau exceptionellement volumineux j'ai observé des granules plus vivement colorés, reliés entre eux par une substance plus claire . .“

Allein diese Veränderungen betrachtet VAN BENEDEN als ganz unwesentliche; „sie stehen“, wie er auf Seite 273 hervorhebt, „in keiner Beziehung zu dem Grad der Reife des Eies.“ Nun ist es allerdings richtig, daß Eier, welche in der Bildung der Richtungskörper auf dem gleichen Stadium stehen, sehr wechselnde Bilder des Spermakerns darbieten. Einerseits ist diese Variabilität dadurch bedingt, daß die Umbildungen des Kerns in der That nicht genau Schritt halten mit den Reifevorgängen des Eies, andererseits und zwar in höherem Grade jedoch durch den Wechsel in der Form der beiden aus der homogenen Kugel hervorgegangenen Teilstücke und die verschiedene Lagerung derselben sowohl zu einander als auch gegen den Beobachter. Im allgemeinen läßt sich mit voller Sicherheit parallel mit dem Ablauf der Reifung des Eies, also im (direkten) Verhältnis zur Zeit, die seit dem Eindringen des Spermatozoons verflossen ist, ein kontinuierliches Fortschreiten in der Umwandlung des Spermakerns konstatieren. In Eiern, welche im Begriffe stehen, den zweiten Richtungskörper zu bilden, zeigt er sich in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle als aus zwei mehr oder weniger distinkten Portionen bestehend, die in ihrer Größe und der Reaktion gegen Farbstoffe mit den zwei weiblichen Elementen, welche den Eikern bilden sollen, übereinstimmen, in ihrer Form aber mannigfach wechseln. Bald erscheinen sie als lange dünne Stäbchen, gestreckt oder gekrümmt, glattrandig oder aus abwechselnd dickeren und dünneren Abschnitten zusammengesetzt (Fig. 6, 7, 8), bald besitzen sie die Form von höckerigen Klümpchen ohne jede Regelmäßigkeit. Diese Mannigfaltigkeit, vereint mit einer verschiedenen Gestalt der beiden zusammengehörigen Elemente und einer bedeutenden Variabilität der gegenseitigen Lagerung, verursacht die sehr wechselnden Bilder, welche der Spermakern gewährt und die bei oberflächlicher Betrachtung jeder Gesetzmäßigkeit zu entbehren scheinen. Hierin mag zum Teil der Grund liegen, daß VAN BENEDEN die Ver-

änderungen des Spermakerns während der Eireifung als fast verschwindend und ganz unwesentlich bezeichnen konnte; mehr jedoch scheint zu dieser Anschauung seine Meinung beigetragen zu haben, daß der Spermakern erst aktiv werden könne, nachdem der zweite Richtungskörper abgetrennt ist, indem er ja in der That meistens, mit dem Eikern genau Schritt haltend, in den Zustand des Bläschens mit chromatischem Gerüst übergeht. Allein wie wäre dieser Parallelismus in der Ausbildung der Geschlechtskerne möglich, wenn zur Zeit, wo aus den beiden dem Ei verbleibenden Tochterstäbchen der zweiten Richtungsspindel der Eikern hervorgeht, die Elemente des Spermatozoons nicht auf den gleichen Zustand gebracht wären, den die weiblichen Elemente in diesem Moment besitzen? In einem solchen Sinne müssen, wie ich glaube, die Umwandlungen des Spermakerns während der Eireifung beurteilt werden; sie sind nicht gleichgültig, wie VAN BENEDEN meint, sondern sie stellen die ersten Schritte dar zur Bildung eines typischen bläschenförmigen Kerns, indem sie die im Spermatozoon gewissermaßen kondensierten chromatischen Elemente in jenen gewöhnlichen Zustand überführen, den wir in den Mitosen beobachten und der hier direkt zur Bildung des chromatischen Gerüstes führt. In der That finden sich ja nicht selten nahezu reife Eier, in denen der Spermakern aus zwei Stäbchen besteht, die in Größe, Form und Färbbarkeit mit jenen, welche den Eikern zu liefern bestimmt sind, völlig übereinstimmen (Fig. 9 und 10).

Ich halte es übrigens, wenn auch für wahrscheinlich, so doch durchaus nicht für erwiesen, daß im Ascariden-Ei die Ausbildung des bläschenförmigen Spermakerns an die Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers geknüpft ist, wie VAN BENEDEN dies annimmt. Es wäre ebenso gut denkbar, daß die Erreichung dieses Zustandes einfach von der Zeit abhängt, während welcher das Spermatozoon im Eiprotoplasma verweilt. Wir sehen den Kern von seinem Eintritt in das Ei kontinuierlich sich verändern, und die Veränderungen nach erreichter Reife vollziehen sich in derselben Richtung, wie die Umwandlungen bis zu diesem Punkt. Daß nach der Ablösung des zweiten Richtungskörpers die Umbildung ein rascheres Tempo anzunehmen scheint und mehr in die Augen fällt als vorher, das könnte ebensowohl in den inneren Entwicklungsverhältnissen des Spermakerns selbst, in der Zeit, die er für die einzelnen Phasen seiner Ausbildung nötig hat, begründet sein, als darin, daß mit dem zweiten Richtungskörper ein Hindernis weggeräumt wird, welches seiner völligen Entwicklung im Wege steht. Für

eine solche Ansicht, welche nur die Zeit des Aufenthalts im Ei ohne Rücksicht auf dessen Veränderungen als Entwicklungsbedingung betrachtet, läßt sich der Umstand geltend machen, daß der Spermakern in seiner Umbildung nicht immer genau mit dem Eikern Schritt hält, sondern diesem nicht unbeträchtlich vorauseilen kann. Solche Fälle sind in verschiedenen Stadien in den Fig. 7, 8, 9, 10 und 11 wiedergegeben, auch die CARNOY'sche Fig. 87 (Taf. IV) läßt dieses Verhalten erkennen. Aus diesen Figuren erhellt, daß der Spermakern schon vor völliger Erreichung der Eireife in den bläschenförmigen Zustand übergehen kann, zugleich aber, daß es nicht ein ganz bestimmter Punkt ist, an welchem er in seiner Entwicklung Halt machen und die Entfernung des zweiten Richtungskörpers abwarten muß. Ob in einem Fall, in welchem die Eireifung aus irgend einem Grund eine längere Zeit als gewöhnlich in Anspruch nähme, der Spermakern sich noch weiter dem fertigen Zustand nähern könne, muß vorderhand unentschieden bleiben und wird sich an den Ascariden-Eiern überhaupt nicht feststellen lassen; diese Frage muß an Eiern untersucht wurden, welche einer experimentellen Behandlung zugänglich sind, ohne daß man jedoch von diesen ohne weiteres auf andere schließen dürfte. Nach den Resultaten, welche die Brüder HERTWIG [1]) neuerdings an den Eiern von Strongylocentrotus lividus gewonnen haben (pag. 80), ist es für diese Eier allerdings sicher, daß zwischen dem Grad der Eireife und der Entwicklungsfähigkeit des Spermakerns eine Korrelation besteht. „In Eiern, welche das Keimbläschen noch besitzen, findet man die Köpfe der Spermatozoën noch nach Stunden unverändert vor, nicht einmal üben sie auf das umgebende Protoplasma einen eine Strahlung erregenden Reiz aus. In Eiern, welche im Begriff stehen, den ersten Richtungskörper zu bilden, sind die Köpfe nach langem Aufenthalt zwar selbst unverändert, haben aber doch Einfluß auf das Protoplasma schon gewonnen. Ein Stoffaustausch zwischen Eiprotoplasma und Spermakernen wird erst bemerkbar, wenn der erste Richtungskörper gebildet worden ist; die Spermakerne wandeln sich zu Bläschen mit farblosem Reticulum und wenigen chromatischen Körnchen um.“

---

1) O. u. R. HERTWIG, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.

Geht aber aus diesen Befunden auch hervor, daß der Spermakern in seiner Thätigkeit von der Eireife abhängig ist, so scheint sich dieser hemmende Einfluß merkwürdigerweise doch nur bis zur Ausstoßung des ersten Richtungskörpers zu erstrecken, da die Spermakerne bei hinreichend langem Aufenthalt im Ei schon vor der Bildung des zweiten Richtungskörpers in ruhende Kerne übergehen, sich also weiter entwickeln können, als dies normalerweise im reifen Ei geschieht. Spräche demnach diese Thatsache, falls man von den Eiern des Strongylocentrotus liv. auf die der Ascariden einen Schluß ziehen dürfte, für die Annahme, daß hier die Umbildung des Spermakerns zu einem Bläschen mit chromatischem Gerüst nur zufällig mit der Entstehung des Eikerns zusammentreffe, so ist andererseits diese Koinzidenz doch auffallend genug, um es wahrscheinlicher zu machen, daß mit den sichtbaren Vorgängen der Eireifung innere Umwandlungen einhergehen, an welche der Spermakern in seiner Entwicklung gebunden ist, ohne daß jedoch diese Veränderungen des Eies, wie die geringen Variationen im Habitus des Spermakerns gleichalteriger Eier beweisen, mit voller Strenge an bestimmte, durch die Richtungsfiguren markierte Etappen geknüpft wären. Jedenfalls wäre es von großem Interesse, möglichst viele Eier verschiedener Tiere mit Rücksicht auf diese Frage zu untersuchen.

Während van Beneden es unentschieden läßt, ob die chromatische Substanz des Spermatozoons im Beginn der Umbildung zum bläschenförmigen Kern sich stets aus zwei Portionen zusammensetzt (pag. 306), scheint Zacharias (9) diese Eigentümlichkeit, auf der ja seine Lehre von der Doppelbefruchtung beruht, stets sicher konstatiert zu haben und zeichnet in vielen seiner Figuren zwei so deutlich isolierte Stäbchen oder Kugeln, wie ich sie selten gefunden habe. Auch in einzelnen Figuren Carnoy's (4), namentlich in Fig. 85 und 94 (Tafel IV) ist die Zusammensetzung des Spermakerns aus zwei isolierten Stäbchen aufs klarste zu erkennen. Ich muß gestehen, daß es mir an Eiern, die im Begriffe stehen, den zweiten Richtungskörper auszustoßen, häufig, gleich van Beneden, nicht möglich ist, zwei deutlich voneinander zu unterscheidende Chromatinelemente im Spermakern nachzuweisen. In manchen dieser Fälle gelingt der Nachweis durch Rotieren des Eies, in anderen läßt auch dieses Mittel im Stich. Nichtsdesto-

weniger bin ich der Überzeugung, daß stets zwei selbständige Elemente vorhandeu sind, und daß nur die dichte Aneinanderlagerung und unregelmäßige Form derselben in gewissen Fällen ihre Erkennung unmöglich macht. In Eiern, die auf dem Stadium der ersten Richtungsspindel stehen und in denen die Elemente des Spermakerns noch konzentrierter sind, erhält man nach meinen Erfahrungen meist viel klarere Bilder von dieser Zweiheit des Kerns als später (Fig. 3 und 4); ja selbst in einer großen Anzahl nicht kopulierter Spermatozoën (dieselben waren mit absolutem Alkohol, der 1 % Eisessig enthielt, gehärtet und mit Boraxkarmin gefärbt) habe ich die Zusammensetzung der homogenen Chromatinkugel aus zwei Halbkugeln mit vollster Sicherheit feststellen können. Bei richtiger Lage sieht man den Kreis, als welchen sich der Kern im optischen Schnitt repräsentiert, in der Richtung eines Durchmessers, und zwar meistens desjenigen, der mit der Achse des Spermatozoons zusammenfällt, von einer ganz scharfen Linie durchzogen, und nicht selten entspricht dieser inneren Scheidewand an der Oberfläche der Kugel eine seichte zirkuläre Rinne, so daß der Kern einem Froschei mit der ersten Furche gleicht (Fig. 1). Ja, es kam mir sogar ein Spermatozoon zur Beobachtung, in welchem statt einer einzigen Kugel deren zwei etwa halb so große vorhanden waren, die sich an einer beschränkten Stelle berührten und hier etwas gegeneinander abgeplattet waren (Fig. 2).

Ist es demnach, wenn nicht sicher, so doch im höchsten Grade wahrscheinlich, daß der Kern des Spermatozoons in allen Stadien seines Bestehens aus zwei chromatischen Elementen zusammengesetzt ist, so gilt dies doch nur für die Samenkörperchen jener Männchen, deren Weibcheu Eier mit zwei chromatischen Elementen erzeugen, welche Eier ich im ersten Heft dieser Studien unter der Bezeichnung Typus CARNOY besprochen habe. Jenen Weibchen dagegen, deren Eier nur ein chromatisches Element besitzen (Typus VAN BENEDEN), entsprechen Männchen, bei denen auch das Spermatozoon nur ein einziges Element enthält. Diese letzteren Spermatozoën unterscheiden sich von jenen anderen durch ihre etwas geringere Größe, besonders aber durch das viel geringere Volumen ihres Kerns, der im Ei niemals in zwei Stücke zerfällt. Ich glaube, daß VAN BENEDEN, der ja allein von allen bisherigen Beobachtern beiderlei Eier vor sich gehabt hat, auch die zwei Arten von Spermatozoën gesehen hat, und daß hierauf seine An-

gaben über die beträchtliche Variabilität in der Größe der Kerne freier Spermatozoën wenigstens zum Teil zurückzuführen sind.

Die Eier des Typus CARNOY habe ich stets nur von Spermatozoën mit zwei Elementen befruchtet gefunden, desgleichen die des Typus VAN BENEDEN nur von solchen mit einem einzigen. Es scheint demnach, daß der Pferdespulwurm wirklich in zwei, wenn auch äußerlich nicht zu unterscheidenden, Varietäten vorkommt, die vorderhand sich nur dadurch charakterisieren lassen, daß die Geschlechtszellen (Eier und Spermatozoën) der einen zwei und ihre Embryonalzellen vier, die Geschlechtszellen der anderen nur ein einziges und ihre Furchungszellen zwei Elemente enthalten.

III. Ei- und Spermakern bis zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel.

Nachdem der zweite Richtungskörper abgetrennt worden ist, zeigen die im Ei vorhandenen männlichen und weiblichen Kernelemente eine solche Übereinstimmung in ihren weiteren Schicksalen, daß die Beschreibung des einen Kerns zugleich für den anderen Geltung beanspruchen darf. Nur in den ersten Stadien bestehen einige Differenzen, die nebst den Sonderbeziehungen, welche sowohl der Ei- als auch der Spermakern im Anfang zu bestimmten Bestandteilen des Eies aufweisen, eine getrennte Besprechung erfordern.

Der weibliche Vorkern entsteht in den Eiern des Typus CARNOY, welche der folgenden Darstellung zu Grunde gelegt sind, aus zwei chromatischen Elementen. Im ersten Heft dieser Studien habe ich gezeigt, daß schon das Keimbläschen dieser Eier zwei Elemente enthält, daß diese bei der Bildung des ersten Richtungskörpers sich halbieren und von jedem die eine Hälfte im Ei verbleibt, die andere dem ersten Richtungskörper zuteil wird, worauf von jedem Element des Eies abermals die Hälfte im zweiten Richtungskörper entfernt wird. So findet sich im reifen Ei von jedem Element des Keimbläschens nur noch der vierte Teil, der dort bereits als eine der vier Unterabteilungen des Stäbchens zu erkennen war.

Die beiden chromatischen Elemente des Eies, das seine Reifungsperiode eben beendet hat, sind einfache Stäbchen, von annähernd kreisrundem Querschnitt, deren Länge die Dicke um das Zwei- bis Dreifache übertrifft (Fig. 11 a, b). Sie erscheinen auch bei stärkster Vergrößerung vollkommen homogen und meist mit glatten scharfen Konturen. Betrachtet man sie an gut tingierten Präparaten nach Ausschaltung der Diaphragmen des Beleuchtungsapparates, so ist das Farbenbild, das sie liefern, wohl von gleicher Form, aber etwas kleiner als das gewöhnliche Bild und zeigt verschwommene Ränder. Es fogt daraus, daß jedes Element eine dünne Rindenschicht achromatischer Substanz besitzt, die ohne scharfe Grenze allmählich in das Chromatin übergeht. Am ehesten möchte ich diese Struktur der Differenzierung des Amöbenkörpers in Exo- und Endoplasma vergleichen, um so mehr als auch die Beteiligung der beiden Schichten an der Bewegung, die wir später an dem Element wahrnehmen, Analogien zu den Verhältnissen der Amöbe darbietet.

Wie ich die Elemente soeben geschildert habe, so finden wir sie vor der Ablösung des zweiten Richtungskörpers an dem inneren Pol der Spindel. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle liegen sie einander parallel und sind nur durch einen sehr geringen Zwischenraum voneinander getrennt (Fig. 11). Mit ihrer dem Eiinnern zugekehrten Oberfläche grenzen sie, wenn sie den Spindelpol vollkommen erreicht haben, direkt an das umgebende Protoplasma, an ihre äußere Fläche treten die achromatischen Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur heran. Irgend eine Differenzierung ihrer nächsten Umgebung, eine Vakuole oder nur ein lichterer Raum, ließ sich an meinen Präparaten um diese Zeit durchaus nicht erkennen. Ich betone dieses Verhalten besonders, weil van Beneden (3) die chromatischen Elemente des Eies auf allen Stadien ihrer Existenz von einem relativ beträchtlichen, nach außen meist scharf begrenzten Hof achromatischer Substanz umgeben sein läßt. Dieser homogene Körper, welcher schon im Keimbläschen um die chromatischen Elemente sich findet und hier „Prothyalosoma" genannt wird, wird bei der Bildung des ersten Richtungskörpers halbiert; der Teil, welcher im Ei verbleibt, heißt von jetzt an „Deuthyalosoma". Dieses teilt sich abermals in der zweiten Richtungsspindel; die eine Hälfte wird mit den chromatischen Elementen, die es einschließt, im zweiten Richtungskörper ausgestoßen, während die andere im Dotter zurückbleibt, um zum Eikern zu werden (pag. 292).

An meinen Präparaten der Richtungskörperbildung, die ohne Zweifel einen besseren Konservierungszustand aufweisen als diejenigen, nach denen VAN BENEDEN's Zeichnungen angefertigt sind, ist von diesem Verhalten nirgends die geringste Spur wahrzunehmen. Besonders in den Spindeln, deren Fasern ja direkt an die Stäbchen herantreten, kann eine solche Struktur nicht vorhanden sein. Auch haben weder SCHNEIDER und NUSSBAUM, noch CARNOY und ZACHARIAS von dem „Hyalosoma" etwas wahrgenommen. Wahrscheinlich ist dasselbe ein durch Schrumpfung entstandenes Artefakt, wofür der Umstand spricht, daß VAN BENEDEN selbst es nicht immer nachweisen konnte.

Die frühesten Anfänge der Vakuole des Eikerns treten erst auf, nachdem die äußere Tochterplatte der karyokinetischen Figur im zweiten Richtungskörper abgetrennt worden ist. Man erkennt jetzt (Fig. 12), wie in einem zunächst äußerst geringen und allseitig gleichen Abstand von der Oberfläche der beiden Elemente rings um dieselben eine zarte Linie verläuft, der optische Schnitt der Kernmembran, welche das Protoplasma und die Enden der Verbindungsfasern von den Stäbchen zurückdrängt und in ihrem Innern, d. h. in dem schmalen Raum, der sie von den Elementen trennt, eine vollkommen homogene wasserklare Substanz (Kernsaft) enthält. Gleichzeitig mit dieser ersten Anlage der Kernvakuole verändert sich auch das Stäbchen selbst. Seine Oberfläche sieht rauh, wie gekörnelt aus, indem sie sich zu ganz kleinen, ungefähr halbkugeligen Höckern erhebt, die, in wechselnden Abständen voneinander, in den schmalen Raum der Vakuole vorspringen, wo sie zum Teil frei endigen, zum größeren Teil aber an die Kernmembran herantreten. Betrachtet man das Farbenbild, so macht sich die beschriebene Strukturveränderung fast gar nicht bemerkbar, ein Beweis, daß sie sich vorzugsweise auf die achromatische Rindenschicht der Elemente beschränkt.

Es ist beachtenswert, daß man zuweilen schon in der zweiten Richtungsspindel, also zu einer Zeit, wo von der Kernvakuole noch keine Andeutung vorhanden ist, die chromatischen Elemente, und zwar auch jene Hälften derselben, die später ausgestoßen werden, genau mit den beschriebenen körnigen Erhebungen antrifft (Fig. 10), die als die Anfänge zur Bildung des Kerngerüstes in der Regel erst nach der Entfernung des zweiten Richtungskörpers sich zeigen. In diesen Fällen kann es nicht zweifelhaft sein, daß die Fortsätze aus der Substanz der Stäbchen selbst sich gebildet haben; hier können sie nicht etwa Differenzierungen einer Kernvakuole sein,

als welche VAN BENEDEN in seiner unten zu besprechenden Darstellung der Ausbildung des Eikerns sie anspricht.

Ob um jedes Element zunächst eine eigene abgeschlossene Vakuole entsteht, oder ob beide Stäbchen von Anfang an in einem einheitlichen Kernraum enthalten sind, vermag ich nicht anzugeben. Denn der schmale Zwischenraum zwischen denselben läßt sich schwer analysieren. Ist der Kern so orientiert (Fig. 12 a), daß die beiden Elemente im Querschnitt erscheinen, so sieht man die Membran von beiden Seiten in den Raum zwischen den Stäbchen sich einsenken, so daß sie im optischen Schnitt einer 8 gleicht, die mit jeder ihrer Hälften ein Element umschließt. Ob aber diese beiden Kreise geschlossen sind und sich nur berühren, oder ob sie durch einen schmalen Spalt miteinander kommunizieren, ist nicht mit Sicherheit festzustellen. Dagegen sind einerseits etwas spätere Stadien, andererseits gewisse Ausnahmsfälle in der Bildung des Eikerns imstande, über das prinzipiell Wichtige dieser Frage genügendes Licht zu verbreiten. Die auf das in Fig. 12 abgebildete Stadium folgenden Zustände des Eikerns lassen, wie die sich anschließenden Figuren lehren, mit vollster Klarheit einen einheitlichen, wenn auch zunächst stark eingeschnürten Kernraum konstatieren. Ebenso sicher ist es auf der anderen Seite, daß in jenen seltenen Fällen, wo die beiden inneren Stäbchen der zweiten Richtungsspindel weit voneinander entfernt sind (Fig. 45, Taf. III), um jedes eine eigene Kernvakuole sich ausbildet, so daß zwei „halbe" Eikerne entstehen (Fig. 46, Taf. III), die, wenigstens hie und da, auch in der Folge nicht zur Verschmelzung (als ruhende Kerne) gelangen (Fig. 47, Taf. III), wovon unten noch die Rede sein wird. Es folgt aus diesen Thatsachen unmittelbar, daß jedes chromatische Element für sich allein imstande ist, eine Vakuole und damit einen ruhenden Kern zu erzeugen, und daß ein einziger Kern aus beiden Elementen dann sich bildet, wenn diese so dicht nebeneinander liegen, daß der Bereich, in welchem das eine Stäbchen das Protoplasma von sich zurückdrängt, mit der Wirkungssphäre des anderen teilweise zusammenfällt. Es wäre demnach möglich, daß auch bei der normalen Entfernung der beiden Elemente anfangs um jedes derselben ein eigener Hof von Kernsaft auftritt, und daß dieser erst bei weiterem Wachstum mit dem des anderen Stäbchens zusammenfließt.

Die nächsten Stadien (Fig. 13) zeigen das bisher Beschriebene größer und deutlicher. Die Kernvakuole ist gewachsen, wobei die Membran noch ringsum gleichen Abstand von der Oberfläche der

Stäbchen bewahrt. Der Kernraum wiederholt also die Form der Elemente und besitzt demnach annähernd die Gestalt zweier kurzer, an ihren Endflächen abgerundeter Cylinder, die der Länge nach miteinander verschmolzen sind. Die Kommunikation der beiden Kernhälften wird vermittelt durch einen engen Spalt, dessen Länge aus Fig. 13b, dessen Breite aus a zu ersehen ist. Die beiden Stäbchen haben sich etwas voneinander entfernt, ihre Fortsätze sind der Vergrößerung des Kernbläschens proportional gewachsen. Sie besitzen jetzt im allgemeinen die Form feiner Stacheln, die mit breiter Basis aus dem Körper des Elements entspringen, mit ihrer Spitze zum größten Teil die Membran berühren. Fast stets streben sie nach dem ihrer Ursprungsstelle nächstgelegenen Punkt der Kernwandung, strahlen also radienartig von der Achse des Stäbchens aus und verleihen demselben im Querschnitt die Form eines Sterns. Diese Anordnung ist jedoch insofern unregelmäßig, als die Fortsätze in der Regel gruppenweise dicht zusammenstehen, während sie an anderen Stellen fast ganz fehlen; so sind besonders die gegeneinander gerichteten Flächen der beiden Elemente davon gänzlich frei, höchstens zu kleinen Höckerchen erhoben. Die Ausläufer sind von verschiedener Stärke; die dicksten bleiben auch im Farbenbild in ganzer Ausdehnung sichtbar, die schwächeren lassen wenigstens in ihrer Basis färbbare Substanz erkennen.

Auf diesem Stadium zeigen sich die ersten Spuren achromatischer Kernkörperchen als ganz kleine Körnchen, die in verschiedener Zahl und an verschiedenen Stellen auftreten können, stets aber in nächster Nachbarschaft der chromatischen Elemente sich finden, manchmal sogar in Buchten derselben eingelagert sind, so daß die Vermutung nahe gelegt wird, daß sie sich aus diesen absondern. Auch erkennt man jetzt sehr klar, daß durch die Bildung der Kernvakuole nicht allein das Protoplasma, sondern, wie ich oben schon hervorgehoben habe, auch die Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur von den Stäbchen zurückgedrängt werden. Diese Fädchen, welche nach der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers allmählich von der Peripherie nach der Achse zu aufgelöst werden, persistieren oft sehr lange. Wie sie früher an die Elemente selbst sich angesetzt haben, so treten sie jetzt an die äußere Fläche der Kernmembran heran, und zwar senken sie sich stets in die der Oberfläche des Eies zugekehrte Partie der Einschnürung zwischen den beiden Kernhälften ein (Fig. 13 bis 16).

Im Gegensatz zu diesem Befund, der an allen mir vorliegenden

Eiern dieser Entwicklungsstufe sich konstatieren läßt, giebt VAN BENEDEN (3) an (p. 294), daß um diese Zeit die Verbindungsfasern die Kernvakuole durchsetzen und bis an die Elemente selbst herantreten. Auch findet sich dieses Verhalten auf seiner Taf. XVIII[bis] in Figur 5 und 6 dargestellt. Ich halte es jedoch für sehr wahrscheinlich, daß VAN BENEDEN hier einer Täuschung unterlegen ist, die durch gewisse Bilder sehr leicht veranlaßt werden kann. Ich habe einen solchen Fall in Fig. 14 von drei verschiedenen Seiten abgebildet. Die Verbindungsfasern endigen wie immer an der Kernmembran in dem Winkel zwischen den beiden Hälften derselben (Fig. 14 a). Nur treffen sie infolge einer starken Drehung des ganzen Kerns (Fig. 14 b) nicht mehr senkrecht auf diese Stelle, sondern unter einem sehr spitzen Winkel, so daß sie auf eine beträchtliche Strecke der Länge nach in der Kernfurche verlaufen. Liegt der Kern so gegen den Beschauer, wie ihn die Fig. b u. c zeigen, so werden infolge der Kleinheit der Abstände bei einer Einstellung auf die chromatischen Stäbchen zugleich die Fasern sichtbar, und nun macht es den Eindruck, als verliefen dieselben zum Teil innerhalb des Kernraums. Daß es nicht so ist, davon kann man sich kaum auf andere Weise als dadurch überzeugen, daß man das Ei so lange dreht, bis man den Kern in der durch Fig. 14 a dargestellten Ansicht vor sich hat. In dieser Weise müssen, wie ich glaube, auch die citierten Bilder VAN BENEDEN's erklärt werden.

Fig. 15 zeigt einen etwas weiter entwickelten Kern, der sich eng an die in Fig. 13 und 14 abgebildeten anschließt. Die Vakuole ist in allen Dimensionen gewachsen und besitzt noch annähernd die gleiche Form wie früher; nur ist die Einschnürung zwischen den beiden Kernhälften weniger tief, die Kommunikation infolgedessen auch relativ eine weitere. Die Verbindungsfasern, auf einen dünnen Strang reduziert, endigen an der Kernmembran. Die beiden chromatischen Elemente haben sich beträchtlich voneinander entfernt. Während sie bis jetzt von allen Punkten der Wandung ihrer Kernhälfte ungefähr gleichen Abstand innehielten, macht sich nun mehr und mehr eine exzentrische Lagerung derselben bemerkbar. Sie rücken gegen die laterale Wand ihrer Hälfte, oder richtiger gesagt, sie behalten ihren früheren Abstand von dieser Seite der Kernmembran bei, während diese in ihrem übrigen Bereich sich mehr und mehr von ihnen entfernt. Dieses Verhalten, welches später noch viel auffallender hervortritt, ist auch in Fig. 15 a schon ganz deutlich zu erkennen. Das in a

links gelegene Element ist zugleich der dem Eiinnern zugekehrten Seite des Kerns genähert, eine Eigentümlichkeit, die sich sehr häufig an beiden Stäbchen beobachten läßt. Die Fortsätze der Elemente haben sich verlängert, verstärkt und vermehrt. Am wenigsten tritt dies an ihrer lateralen Fläche hervor, da ja deren Entfernung von der Membran kaum zugenommen hat. Dagegen läßt sich im übrigen Bereich ein gegen früher sehr kräftig entwickeltes Fadenwerk erkennen, wie dies besonders aus Fig. 15c hervorgeht, welche einen optischen Schnitt der einen Kernhälfte, von der lateralen Seite aus gesehen, darstellt. Besonders auffallend sind hier die vielfachen Anastomosen der einzelnen Fädchen miteinander, die früher gar nicht oder doch nur sehr spärlich zu konstatieren waren. Dadurch stehen die einzelnen Ausläufer auch ohne die Vermittlung ihres gemeinsamen Mutterkörpers in Verbindung und stellen bereits auf diesem Stadium ein wahres „Kerngerüst“ dar. Die Bälkchen dieses Gerüstes habe ich an jenen Präparaten, welche mir den Eindruck der besten Konservierung machen, homogen und glattrandig gefunden; nur an den Knotenpunkten macht sich eine stärkere Anhäufung von Substanz bemerkbar. An anderen Präparaten sind die Fädchen körnig. Sehr häufig bemerkt man an ihren Enden, mit denen sie die Kernmembran berühren, eine nicht unbeträchtliche Anschwellung, und diese der Membran ansitzenden Endknoten scheinen gleichfalls miteinander in direkter Verbindung zu stehen, indem feinste Fädchen zwischen ihnen an der Kernwandung ausgespannt sind. Volle Sicherheit über diesen Punkt läßt sich jedoch auf dem vorliegenden Stadium nicht gewinnen, da bei einer Einstellung auf die Oberfläche des Kerns die feinen Bälkchen des Kerngerüsts von den an die Außenseite der Membran angrenzenden Strukturen der Zellsubstanz schwer zu unterscheiden sind.

Die mediane Seite der Elemente ist, wie bisher, von Fortsätzen frei. Nur in ganz wenigen Fällen sah ich von hier einen Faden entspringen, der zu dem andern Stäbchen hinüberzog. Abgesehen von einer solchen seltenen Verbindung, sind die beiden Elemente völlig voneinander getrennt, indem sich die Ausläufer eines jeden nur in der zugehörigen, durch die Einschnürung scharf abgegrenzten Hälfte der Vakuole ausbreiten.

Es läßt sich auf diesem Stadium schon erkennen, daß, wenn man die Fortsätze abrechnet, der noch solide Körper des chromatischen Elements an Volumen abgenommen hat, daß also die von ihm ausstrahlenden Fädchen auf seine Kosten wachsen. Diese

entziehen ihm, an Ausdehnung gewinnend, immer mehr Substanz, und zwar an verschiedenen Stellen in wechselnder Menge, so daß die Form der noch kompakten Masse eine sehr unregelmäßige wird. Stellt man um ein Geringes über den Körper des der Länge nach vorliegenden Elements ein (Fig. 15 d), so erzeugen die optischen Querschnitte der gegen das Auge aufsteigenden Fädchen das Bild dicht zusammengelagerter Körnchen, die durch den Glanz, den der darunter gelegene Körper im gleichen Bereiche hervorbringt, zu einem Ganzen vereint scheinen. So könnte leicht die Vorstellung entstehen, man habe den optischen Schnitt des Stäbchens selbst vor Augen, das eine Veränderung seiner Struktur erlitten habe der Art, daß stärker färbbare Körnchen in eine schwächer tingirbare Grundsubstanz eingelagert seien. Bei ganz scharfer Einstellung kann man sich jedoch stets überzeugen, daß der unregelmäßige Rest des soliden Stäbchens noch ebenso homogen ist, wie früher das ganze Element.

Die achromatischen Kernkörperchen, die wir als ganz kleine Körnchen entstehen sahen, sind stark aufgequollen. Man findet in jeder Kernhälfte deren eines bis drei in sehr wechselnder Lagerung. Nur selten sieht man eines derselben noch direkt dem Körper des chromatischen Elements angeschmiegt. Im allgemeinen läßt sich konstatieren, daß ihre Größe zu ihrer Zahl im umgekehrten Verhältnis steht.

Fig. 16 zeigt den durch die besprochenen Stadien repräsentierten Entwicklungsgang in allen Stücken um einen Schritt weiter geführt: die Kernvakuole ist beträchtlich größer geworden, das Kerngerüst hat entsprechend an Ausdehnung gewonnen, der Körper der beiden chromatischen Elemente ist nur in spärlichen Resten noch zu erkennen. Der Kernraum emanizipiert sich mehr und mehr von der ursprünglichen Gestalt der Elemente und zeigt die Tendenz, in die Kugelform überzugehen. Doch ist die Zweiteilung desselben in a noch recht deutlich wahrzunehmen, während der Durchschnitt des Kerns, welcher die Elemente der Länge nach trifft (b), schon mehr der Kreisform sich nähert. Sehr auffallend tritt auf diesem Stadium die exzentrische Lage der beiden Elemente in ihren Kernhälften hervor. Der noch unveränderte Rest eines jeden ist der lateralen und zugleich der dem Ei-Innern zugekehrten Seite der Membran sehr nahe gerückt und nicht selten findet man denselben der Wandung noch dichter angeschmiegt, als Fig. 16 dies zeigt. Wie früher, so breitet sich auch jetzt das aus jedem Element entstandene Retikulum nur gegen die Kernmembran hin aus,

und zwar gegen die Hälfte derselben, die dem Element von Anfang an zugehört. Gegen den Innenraum der Vakuole entsendet dasselbe keine Ausläufer: hier tritt mit dem Wachsthum des Kerns immer auffallender ein leerer, nur von Kernsaft erfüllter Raum hervor, der äußerst selten von einem gleichsam verirrten chromatischen Fädchen durchzogen wird. An der inneren Fläche der Kernmembran läßt sich jetzt in ziemlich gleichmäßiger Ausbreitung ein chromatisches Netzwerk erkennen als der peripherste Teil des Kerngerüstes, der dem inneren Retikulum immer mehr Substanz entzieht und so an Stärke gewinnt. Die Reste, die von der ursprünglichen Stäbchenform des Elements noch übrig sind: unregelmäßige Brocken, die meist noch durch stärkere oder schwächere Brücken miteinander zusammenhängen, erscheinen noch ebenso homogen, wie früher das ganze Element. Nicht Strukturveränderungen also (wenigstens keine sichtbaren) erleidet dieses bei seinem Übergange in das Gerüst, sondern nur Formveränderungen, indem es, der Amoebe vergleichbar, Fortsätze aussendet, die, auf Kosten des Körpers wachsend, diesen allmählich zu ihrer Bildung aufbrauchen.

Dieser Zustand ist fast völlig erreicht in dem in Fig. 17 a dargestellten Kern, welche Figur in ihrer Orientierung der Fig. 16 b entspricht.

Der Kern hat sich fast vollkommen abgerundet. Nur eine leichte Abplattung an jener Stelle, gegen welche die letzten Reste der Verbindungsfasern hinziehen, erinnert noch an die frühere Zweiteilung. Stellt man auf die Oberfläche des Kerns ein (Fig. 17 b), so erblickt man, der Membran folgend, ein dichtes chromatisches Netzwerk, welches ziemlich gleichmäßig über die ganze Fläche ausgebreitet ist. Im optischen Durchschnitt des Kerns könnte man bei schwächeren Systemen fast an eine „chromatische Kernmembran" denken; stärkere Vergrößerung löst aber diese scheinbar kontinuierliche Chromatinschicht in einzelne Bälkchen und Fadendurchschnitte auf, welche an der Innenfläche der aufs schärfste davon zu unterscheidenden achromatischen Membran in das Lumen der Vakuole vorspringen. Zugleich sieht man von ihnen aus ein feineres Gerüstwerk bis in geringe Tiefe ins Innere eindringen, wo dasselbe mit immer schwächer werdenden Fädchen sich allmählich verliert. Nur von zwei ungefähr entgegengesetzten Stellen der Membran ragt das Retikulum leistenförmig tiefer und mit stärkeren Bälkchen in die Vakuole hinein und bezeichnet damit als letzte

Andeutung die Plätze, an denen die Körper der beiden Elemente ihre Lage hatten (Fig. 17 a).

Es wäre von Wichtigkeit, zu wissen, ob in dem Kerngerüst, das ja, wie wir gesehen haben, zur Hälfte aus dem einen, zur Hälfte aus dem andern Element entstanden ist, diese Zweiheit auch jetzt noch sich nachweisen läßt, oder ob die Gerüstfäden des einen Stäbchens, die wir im Innern des Kerns so lange Zeit von denen des anderen getrennt verlaufen sahen, schließlich an der Membran doch mit jenen zu einem einheitlichen Retikulum verschmolzen sind. Wenn auch meine Präparate mehr für das letztere Verhalten zu sprechen scheinen, indem ich nicht imstande bin, eine Unterbrechung des Gerüsts nachzuweisen, so bin ich doch weit entfernt, damit die Frage für entschieden zu halten. Denn der Eikern von Ascaris megalocephala ist bei seiner Kleinheit für solches Detail kein sehr günstiges Objekt. Seine Vorzüge, die uns gestatten, in der Entstehung des Gerüsts die Schicksale der chromatischen Elemente weiter zu verfolgen, als in anderen Kernen, liegen lediglich in der geringen Zahl dieser Elemente.

Der in Fig. 18 abgebildete Eikern kann als vollkommen ausgebildeter „ruhender Kern“ bezeichnet werden. Von den beiden Elementen in ihrer Selbständigkeit ist nichts mehr zu erkennen, keine Andeutung mehr von der früheren Zweiheit sowohl der Vakuole als des Gerüsts. Ein gleichmäßiges Retikulum überzieht die Innenfläche der Kernmembran und ragt mit feineren anastomosierenden Bälkchen in den Binnenraum des Bläschens hinein.

An den Alkoholpräparaten finde ich die Grundsubstanz der Vakuole stets homogen und wasserhell. An den Eiern dagegen, die in Pikrinessigsäure gehärtet sind, erscheint dieser Inhalt leicht granuliert, oder, besser gesagt, flockig. Je nach der Einwirkung der Reagens, die ja, wie ich in der Einleitung schon hervorgehoben habe, eine sehr verschiedenartige sein kann, tritt dieses Verhalten in wechselnder Stärke, bald sehr deutlich, bald ganz verschwommen hervor. Ich glaube, daß wir dasselbe nicht als eine Struktur des Kerns, sondern als ein durch die Säure hervorgerufenes Gerinnungsprodukt des Kernsaftes anzusehen haben.

Der Punkt, den wir mit dem durch Fig. 18 repräsentierten Stadium in der Entwickelung des Eikerns erreicht haben, stellt

gewissermaßen einen Gipfelpunkt dar, von dem aus die weiteren Umwandlungen wieder abwärts führen, indem sie die bisherigen Veränderungen, wenigstens in den Hauptzügen, in umgekehrter Reihenfolge wiederholen. Hier mag deshalb Halt gemacht werden, einerseits um die im Vorstehenden in einzelnen Etappen geschilderte Entwickelung des Eikerns noch einmal im Zusammenhang zu überblicken und mit den diesbezüglichen Resultaten van Benedens zu vergleichen; andererseits um die Ausbildung des Spermakerns bis zu dem gleichen Stadium zu verfolgen, da von hier an die beiden Geschlechtskerne nicht mehr zu unterscheiden sind und gemeinsam behandelt werden können.

Ich habe die Figuren, an denen ich die Umbildungen des Eikerns besprochen habe, nach Möglichkeit so ausgewählt, daß die in denselben dargestellten Kerne der Reihe nach auseinander entstanden sein könnten. Es muß nun hier ergänzend bemerkt werden, daß bei aller Gleichförmigkeit doch nach verschiedenen Richtungen Abweichungen von dem Beschriebenen vorkommen. Die Vakuole kann schon viel früher, als dies nach den Figuren geschieht, sich zur Kugel- oder Eiform abrunden, umgekehrt kann aber auch die Einschnürung zwischen beiden Kernhälften noch länger persistieren und sogar in völlig ausgebildeten Kernen noch sichtbar sein. Es können weiterhin unsymmetrische Kernformen auftreten, dadurch bedingt, daß die beiden Elemente einander nicht parallel liegen, sondern einen Winkel miteinander bilden, der dann meistens ein rechter ist. In ganz seltenen Fällen liegen die beiden Stäbchen mit ihrer Längsachse in einer Geraden; es entsteht dann zunächst ein sehr langer schlauchförmiger Kern. Endlich hält die Entwickelung des Gerüsts mit dem Wachstum des Kernraums nicht genau Schritt; es kommt sogar, wenn auch äußerst selten vor, daß zu einer Zeit, wo die Vakuole die Größe des in Fig. 15 abgebildeten Kerns erlangt hat, die Stäbchen noch völlig unverändert ohne alle Fortsätze angetroffen werden.

Demnach läßt sich etwa in folgender Weise ein allgemeines Bild von der Entwickelung des Eikerns entwerfen. Von der zweiten Richtungsfigur geht nichts in den Kern über als die zwei chromatischen Elemente der inneren Tochterplatte. Diese verursachen, jedes in einem allmählich wachsenden Abstand, rings um sich eine Ansammlung homogener, wahrscheinlich flüssiger Substanz (Kernsaft), gegen die sich das Protoplasma mit einer anfangs sehr zarten, dann immer stärkeren Rindenschicht (Kern-

membran) abgrenzt. In die so entstandene Vakuole senden die chromatischen Stäbchen Fortsätze aus, welche deutlich das Streben erkennen lassen, die Kernmembran zu erreichen; denn gegen das Innere des Kernraumes fehlen sie. Während die Vakuole wächst, verlängern, verdicken und vermehren sich diese Ausläufer, wobei der solide Körper an Volumen entsprechend abnimmt. Indem die einzelnen Fädchen eines jeden Elements miteinander in Verbindung treten, entsteht ein Gerüstwerk, das zwischen dem Körper des Elements und der Kernmembran ausgespannt ist und hier in einem dichteren, der Innenfläche der Membran angeschmiegten Netzwerk endigt. Allmählich löst sich das ganze Stäbchen in das Gerüst auf und dieses zieht sich nun immer mehr gegen die Kernwandung zurück. Während dieser Umbildungen verliert das Element den Einfluß, den es im Anfang auf die Form des Kernbläschens ausgeübt hat; die beiden, je einem Stäbchen entsprechenden, ursprünglich sehr scharf voneinander abgesetzten Kernhälften runden sich, indem sie sich vergrößern, mehr und mehr zu einer einfachen Kugel ab. Der Körper des chromatischen Elements aber, der anfangs von der Wandung seiner Hälfte rings gleichen Abstand hatte, rückt relativ immer näher an die Oberfläche derselben, indem er die ursprüngliche Entfernung von derselben in beschränktem Bereiche bewahrt, während der übrige Teil der Membran sich immer weiter von ihm entfernt. Dieses Verhalten ist wohl dadurch zu erklären, daß durch die Fortsätze des Stäbchens, welche sich an die Membran ansetzen, eine Verbindung zwischen beiden hergestellt wird, durch welche bei der Vergrößerung der Vakuole ein Zug auf den Körper des Elements ausgeübt wird, auf welchen derselbe entweder durch Verlängerung seiner Ausläufer oder durch eine Bewegung in der Richtung des Zuges reagieren muß. Das erstere muß da eintreten, wo die Verbindungen des Elements mit der Membran in entgegengesetzten Richtungen gleich stark entwickelt sind; hier wird der Zug nach der einen Seite durch den nach der anderen aufgehoben.

Da nun den von der lateralen Seite des Stäbchens ausstrahlenden Fädchen auf der medianen Seite gar keine Fortsätze gegenüberstehen, so kann sich der Zug nach der lateralen Fläche der Kernwandung ungehindert geltend machen, und demgemäß sehen wir in der Folge, wenigstens in den beschriebenen symmetrischen Kernen, den Körper des Elements dieser Seite genähert. — Lange Zeit läßt sich die Selbständigkeit der beiden in das Gerüst sich umwandelnden Stäbchen noch nachweisen; ein

jedes breitet sich nur in seiner Kernhälfte aus. Später, wenn der Kern seiner völligen Ausbildung nahe ist, läßt sich dieser Nachweis nicht mehr führen. — Die Bewegung des Elements beim Übergang in das Retikulum zeigt die größte Übereinstimmung mit der eines Rhizopoden. An jeder beliebigen Stelle des Körpers kann ein Fortsatz hervortreten, der, zuerst fein, sich immer mehr verstärkt, entweder isoliert bleiben oder mit anderen Ausläufern sich verbinden kann. Diese Pseudopodien werden bei ihrer Entstehung nur von der achromatischen Rindenschicht des Stäbchens gebildet, und erst, wenn sie eine gewisse Stärke erreicht haben, fließt die chromatische Substanz in sie ein. — Schon in der eben entstandenen Kernvakuole zeigen sich in Form kleiner Körnchen und in wechselnder Zahl achromatische Nucleolen [1]), dem Körper jedes Stäbchens zunächst dicht anliegend und wahrscheinlich aus diesem sich ablösend. Auf späteren Stadien sind sie, zu Kugeln von verschiedener Größe aufgequollen, im Kernraum unregelmäßig verteilt.

Diese Resultate über die Ausbildung des Eikerns weichen von denjenigen van Benedens (3) nicht unerheblich ab. Wie ich oben bereits erwähnt habe, läßt van Beneden die Kernvakuole aus einem homogenen achromatischen Körper hervorgehen, der schon im Keimbläschen die chromatischen Elemente umgiebt. Aus dieser Substanz differenzieren sich körnige Fädchen, welche von der Oberfläche der chromatischen Elemente in radiärer Richtung gegen die Kernmembran ziehen, welch' letztere sich gleichfalls in Körner, durch feine Fibrillen verbunden, auflöst. An die Körner der Membran heftet sich außen das Gerüstwerk der Zellsubstanz, innen das Kernretikulum an. Beide sind prinzipiell identisch, was auch daraus hervorgeht, daß die Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur zum Teil in das Kerngerüst, zum Teil in die Zellsubstanz übergehen. Auch dem chromatischen Element liegt ein dem Retikulum der Zellsubstanz und der Kernvakuole gleichwertiges achromatisches Gerüstwerk zu Grunde, das sich von jenem nur dadurch unterscheidet, daß es dicht zusammengebacken und durch eine homogene Bindesubstanz verkittet, außerdem mit einer spezifischen chemischen Substanz, dem Chromatin, imbibiert ist. Die Ausbildung des Eikerns geht nun so vor sich, daß einerseits die Flüssigkeit der

---

1) Auch Kultschitzky (22) hat im Ei- und Spermakern diese Kernkörperchen nachweisen können.

Kernvakuole sich mit der Kittsubstanz des Stäbchens verbindet und diese zum Aufquellen bringt, wodurch das Gerüstwerk des Elements wie ein in Wasser getauchter Schwamm auseinander getrieben wird, andererseits beruht sie auf einer Wanderung des flüssigen Chromatins vom Centrum gegen die Peripherie, indem diese Substanz zunächst die Körner des aus der Vakuole hervorgegangenen Retikulums, schließlich vorzugsweise die der Kernmembran imbibiert, während das zentrale Gerüst als völlig achromatisch zurückbleibt (pag. 280—303).

Dies sind in kurzen Worten die Anschauungen VAN BENEDENS. Die Differenzen zwischen denselben und meiner Darstellung können nur zum kleinsten Teil auf einer verschiedenen Deutung der gleichen Bilder beruhen; der Hauptsache nach müssen sie in einer verschiedenen Konservierung der untersuchten Eier ihren Grund haben, und zwar scheint es mir für einzelne Punkte keinem Zweifel zu unterliegen, daß VAN BENEDENS Präparate einen ungenügenden Erhaltungszustand aufweisen. Dies gilt in erster Linie für die Kernmembran, die VAN BENEDEN aus Körnern, die durch feinste Fädchen verbunden sind, zusammengesetzt sein läßt. An meinen Eiern dagegen erscheint dieselbe als eine äußerst scharfe, homogene Lamelle, die im ausgebildeten Kern eine sehr beträchtliche Dicke erreicht und deutlich doppelt konturiert ist. An diesen Präparaten läßt sich mit voller Sicherheit feststellen, daß das Kerngerüst nur die Innenfläche der Membran überzieht, nicht mit seinen periphersten Fädchen einen Teil derselben darstellt, und wenn VAN BENEDEN die Membran durch Imbibition chromatisch werden läßt, so beweist dies, daß dieselbe an seinen Eiern dieses Stadiums überhaupt nicht mehr wahrzunehmen ist. Sodann muß ich die von VAN BENEDEN beschriebene Quellung der chromatischen Elemente nach meinen Erfahrungen als eine artificielle bezeichnen. Meine Präparate demonstrieren die Umwandlung der chromatischen Elemente in einer so kontinuierlichen Folge, daß mir diese Volum- und Strukturveränderung, wenn sie im natürlichen Verlauf vorkäme, nicht entgangen sein könnte. Was übrigens den letzteren Punkt betrifft: die Annahme einer Auflösung des Elements in Körner, die sich in einer schwächer tingierbaren Grundsubstanz ausbreiten, so halte ich es nicht für unmöglich, daß dieselbe durch Bilder veranlaßt ist, wie ich ein solches in Fig. 15d abgebildet und oben ausführlich besprochen habe. Endlich verraten VAN BENEDENS Abbildungen der Tafel XIXbis auch darin eine mangelhafte Konservierung, daß die achromatischen Nucleolen in denselben

fehlen, also in den Präparaten wahrscheinlich aufgelöst oder bis zur Unkenntlichkeit aufgequollen sind. Alle erwähnten Charaktere, wie auch eine genaue Betrachtung der van Benedenschen Zeichnungen, berechtigen zu dem Schlusse, daß die Kerne in den von ihm untersuchten Eiern verquollen und in ihrer feineren Struktur unklar sind.

Wenn ich somit die Resultate des genannten Forschers über die inneren Umbildungen der beiden Stäbchen und die Imbibition der Membran durch die chromatische Substanz mit Sicherheit als irrtümlich bezeichnen zu dürfen glaube, so bleibt doch noch ein von meiner Darstellung sehr wesentlich abweichender Punkt übrig, der sich durch meine Präparate nicht direkt widerlegen läßt. Es ist dies die Annahme, daß die von mir als Ausläufer der Elemente beschriebenen Fädchen Differenzierungen der Vakuole seien, die erst später durch Imbibition chromatisch werden. Allein die Korrelation zwischen der Entwicklung dieser Fädchen und der Form und dem Volumen der noch soliden Chromatinmasse muß auch diese Anschauung sehr unwahrscheinlich machen. Besonders jene Fälle, wo die Vakuole bereits eine beträchtliche Größe erreicht hat, ohne daß eine Veränderung mit den Stäbchen vorgegangen ist, und in denen dann auch niemals eine Spur von einem Kerngerüst zu beobachten ist, sprechen mit Entschiedenheit dafür, daß dieses Gerüst als ein Produkt der chromatischen Elemente anzusehen ist. Eine weitere Stütze für diese Auffassung liegt in dem bereits hervorgehobenen und in Fig. 10 gezeichneten Verhalten, welches die chromatischen Elemente zuweilen in der zweiten Richtungsspindel erkennen lassen, darin nämlich, daß schon hier, wo eine Kernvakuole noch nicht existiert, ganz ähnliche Fortsätze an den Stäbchen zur Ausbildung gelangen können. Daß diese Ausläufer zunächst achromatisch sind, kann nicht gegen ihre Ableitung von den chromatischen Elementen sprechen; denn wir wissen ja, nicht nur von den Stäbchen des Ascarideneies, sondern auch von den Elementen vieler anderer Zellen, daß sie eine achromatische Rindenschicht oder eine durchgehende achromatische Grundlage enthalten. Dies giebt ja auch van Beneden zu. Mit Entschiedenheit aber glaube ich mich dagegen aussprechen zu müssen, daß man, wie dieser Forscher es thut, diese Substanz mit dem achromatischen Zellretikulum identifiziert, sie gewissermaßen als einen Teil desselben betrachtet, der nur zufällig zum Träger einer spezifischen chemischen Substanz, des Chromatins, geworden ist und von dieser Substanz auch wieder verlassen wird. Gegen diese

Annahme sprechen alle Erfahrungen der letzten Jahre, und die einzige Stütze, die man für dieselbe beibringen konnte, die von VAN BENEDEN behauptete Imbibition der Kernmembran mit chromatischer Substanz, haben wir ja oben als irrthümlich erkannt.

Die Entwicklung des Spermakerns bis zu jenem Stadium, auf dem wir den Eikern verlassen haben, läßt sich mit wenigen Worten beschreiben. Genau wie bei letzterem bildet sich um die chromatischen Elemente eine allmählich wachsende Vakuole, in welche die Elemente anastomosierende Fortsätze aussenden; wie dort treten Kernkörperchen auf, die soliden Chromatinmassen werden nach und nach vollständig in das Gerüst aufgelöst und dieses zieht sich schließlich gegen die Kernmembran zurück.

Wenn trotz dieser Übereinstimmung in allen wesentlichen Vorgängen doch fast stets die beiden Geschlechtskerne bis zu ihrer völligen Ausbildung aufs deutlichste zu unterscheiden sind, so hat dies seinen Grund darin, daß die chromatischen Elemente, aus denen der Eikern hervorgeht, eine sehr einfache Form und gesetzmäßige gegenseitige Anordnung besitzen, während die des Spermakerns, wie wir oben gesehen haben, meist ganz unregelmäßig gestaltet und ebenso unregelmäßig gegeneinander gelagert sind. Dies hat zunächst zur Folge, daß die Vakuole, die am Eikern in der charakteristischen symmetrischen Gestalt auftritt, am Spermakern eine solche Zweiteilung meist vermissen läßt, indem sie von Anfang an ungefähr Kugelgestalt besitzt. Nur in ganz seltenen Fällen — ein solcher ist in Fig. 30 (Tafel II) abgebildet — zeigen die Elemente des Spermakerns die gleiche Form und gegenseitige Lagerung, wie die des Eikerns, und bedingen dann auch eine entsprechende Gestalt des Kernbläschens.

Sind schon die noch kompakten männlichen Elemente häufig schwer auseinander zu halten, so ist dies für die Gerüstfäden, die aus jedem entstehen, in der Regel ganz unmöglich. Der ganze Kernraum wird von einem jeglicher Gesetzmäßigkeit entbehrenden Balkenwerk durchzogen, in welchem der Anteil eines jeden Elements nicht abzugrenzen ist (Fig. 13—16). Ganz unregelmäßige Brocken in verschiedenster Verteilung stellen die noch soliden Reste der Elemente dar. Das Streben des Retikulums, sich an der Peripherie zu verdichten, das im Eikern so deutlich zu erkennen war, tritt am Spermakern anfangs viel weniger hervor. Auch die centralen Partieen der männlichen Kernvakuole werden

vielfach von Gerüstfäden durchzogen (Fig. 16, 17), und erst, wenn der Kern nahezu seine volle Größe erreicht hat, ziehen sich auch diese gegen die Membran zurück. Von da an sind die beiden Geschlechtskerne nicht mehr zu unterscheiden, wenigstens an sich nicht, wogegen ihre Lagebeziehungen zu bestimmten Teilen des Eies in der Regel noch gestatten, zu sagen, welches der Ei-, welches der Spermakern ist.

Van Benedens Angaben über die Bildung des Spermakerns stimmen naturgemäß mit jenen, die er über die Entwicklung des Eikerns gemacht hat, überein, so daß eine Besprechung derselben überflüssig ist. Nur einen Punkt möchte ich hervorheben, der sich auf die Entstehung der Vakuole bezieht. Wie die weiblichen Elemente von dem „Hyalosoma", so sollen die des Spermatozoons von einer „couche périnucléaire" umgeben sein, aus welcher das Kernbläschen hervorgeht. Ich habe von dieser Schicht nichts wahrnehmen können. Das einzige, was ich auf die Angabe van Benedens beziehen könnte, ist eine durchaus nicht konstante Differenzierung des Protoplasmaleibs des Spermatozoons in eine kompaktere periphere und eine lichtere zentrale Zone. Allein daß sich die letztere nicht an der Bildung des Spermakerns beteiligt, geht mit voller Sicherheit daraus hervor, daß sie manchmal noch deutlich wahrnehmbar ist, wenn sich der Spermakern bereits von seiner Hülle losgelöst hat. Wie um die weiblichen Elemente, so sehe ich auch an den männlichen die Vakuole zunächst in einem ganz minimalen Umkreis auftreten; wo die Elemente nicht ganz dicht aneinanderliegen, scheint mir ihr Beginn durch eine Aufhellung des zwischen denselben befindlichen Raumes angezeigt zu werden.

Bevor wir die Schicksale der beiden Geschlechtskerne weiter verfolgen, haben wir noch die Lage, die sie während ihrer Ausbildung im Ei einnehmen, und gewisse Beziehungen derselben zu anderen Teilen ins Auge zu fassen. Vom Eikern wissen wir bereits, daß er stets ziemlich nahe an der Oberfläche entsteht und durch die allmählich sich rückbildenden Verbindungsfasern der karyokinetischen Figur Beziehungen zum zweiten Richtungskörper unterhält. Während des Wachstums behält der Kern in der Regel diese Lage annähernd bei, manchmal rückt er seitlich etwas von seinem Entstehungsort ab (Fig. 16) oder er dreht sich um irgend eine seiner Achsen (Figur 14). Nur selten dringt er schon früh-

zeitig tiefer ins Ei-Innere vor, wobei er sich von den Verbindungsfasern loslöst. Meist giebt sich noch der völlig ausgebildete Kern durch seine dem zweiten Richtungskörper benachbarte Lage als Eikern zu erkennen (Fig. 18).

Der Spermakern entsteht stets im Mittelpunkt des Eies, in einem vom Eiprotoplasma schon durch seine Färbbarkeit scharf unterschiedenen Mantel, dem Protoplasmakörper des Spermatozoons, der während der Reifungsperiode des Eies, abgesehen von dem Verlust des lichtbrechenden Körpers, nur wenig an Volumen eingebüßt hat. Nachdem der zweite Richtungskörper ausgestoßen ist und um die männlichen und weiblichen Kernelemente die Vakuole deutlich zu werden beginnt, verlässt der Spermatozoënkörper das Zentrum des Eies und wandert mit dem entstehenden Kernbläschen mehr oder weniger weit nach der Peripherie (Fig. 13—16), so daß der wachsende Spermakern häufig sehr nahe an der Eioberfläche angetroffen wird. Diese Ortsveränderung kann sich in jedem beliebigen Eiradius vollziehen; am seltensten kommt es nach meinen Erfahrungen vor, daß sich das Spermatozoon gegen den Eikern hin bewegt (Fig. 16).

Interessant ist das Verhalten des Spermakerns zu seinem Protoplasmamantel, wovon van Beneden eine ausführliche Beschreibung gegeben hat. Meine Präparate bestätigen seine Angaben und gestatten einiges Detail noch genauer festzustellen. Zur Zeit der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers sind die männlichen Kernelemente von einer durch ihre Färbbarkeit von der Zellsubstanz des Eies leicht zu unterscheidenden Hülle, dem protoplasmatischen Anteil des Spermatozoons, auf allen Seiten umschlossen, wenn sie auch bei der meist unregelmäßigen Form dieses Mantels von den einzelnen Punkten der Oberfläche desselben verschieden weit entfernt sind. An der Ausbildung des Spermakerns nimmt diese Substanz keinen sichtbaren Anteil. Die chromatischen Elemente entziehen ihr nur Flüssigkeit zur Bildung ihrer Kernvakuole, und auch diese Flüssigkeit dringt wahrscheinlich zum größeren Teil aus dem Eiprotoplasma durch die Hülle hindurch. Die Dehnbarkeit des Mantels ist eine sehr geringe und gestattet der im Innern desselben entstehenden Vakuole nur eine mäßige Vergrößerung. Die Vakuole hat jedoch ein so energisches Bestreben zu wachsen, daß der Protoplasmakörper dasselbe nicht zu hindern vermag: das Bläschen sprengt die Hülle und dringt in die Eisubstanz vor. Es ist vielleicht nicht ohne Wichtigkeit, daß, streng genommen, erst von diesem Moment an der Sperma-

kern sich wirklich im Ei befindet[1]). Häufig bleibt ein Teil des Bläschens im Mantel zurück und hängt nun mit dem ausgetretenen Teil durch einen stark eingeschnürten Hals zusammen, indem die Öffnung der Hülle, nachdem der Druck beseitigt ist, sich wieder zu schließen sucht (Fig. 12 und 13). Noch an ziemlich großen Kernen, deren Protoplasmakörper bereits stark rückgebildet ist, ist an dem kugeligen Kernbläschen nicht selten eine stielförmige Ausbuchtung sichtbar, die in eine Vertiefung jenes Körpers hineinragt (Fig. 16). In anderen Fällen trennt sich der Kern viel früher von seiner Hülle und kann sich beträchtlich von derselben entfernen. Eine anfangs tiefe und nach Innen sich kugelig erweiternde Aushöhlung in der letzteren bezeichnet die Stelle, wo der Kern seine Lage hatte und sich seinen Weg nach außen bahnte. Während des Wachstums der beiden Geschlechtskerne nimmt der Protoplasmakörper des Spermatozoons sehr rasch an Größe ab, ohne daß man, wenigstens an meinen Präparaten, nachweisen kann, was aus seiner Substanz wird. Zur Zeit, wo die beiden Kerne ihre volle Größe erreicht haben, ist nur selten noch etwas von ihm übrig; ein einziges Mal sah ich einen spärlichen Rest in einem Ei, in welchem die erste Furchungsspindel sich ausbildete, einmal schien mir ein solcher sogar in einer der beiden ersten Furchungskugeln noch vorhanden zu sein. So lange noch ein Rest sichtbar ist, zeichnet sich derselbe durch seine Färbbarkeit aus und ist stets gegen das Protoplasma des Eies scharf abgegrenzt.

Hier ist wohl der geeignete Ort, um die Stellung zu begründen, die ich nach meinen Beobachtungen gegenüber der von Zacharias (9) für das Ei von Asc. meg. aufgestellten Befruchtungslehre einnehmen muß. Zacharias behauptet, daß die von van Beneden als Pronuclei erkannten Kerne nicht solche, sondern bereits konjugierte Kerne, halbe erste Furchungskerne seien, dadurch entstanden, daß sich je ein weibliches Element mit einem männlichen verbindet und so zwei halb männliche, halb weibliche Kerne sich bilden, deren Selbständigbleiben bis zu ihrem Eintritt in die erste Furchungsspindel nun nichts Auffallendes mehr hat. Zacharias giebt zwar zu, daß auch wahre Geschlechtskerne im Ascaridenei auftreten können; allein diese sollen stets in der an

1) Kultschitzky (22) legt auf diesen Punkt großes Gewicht.

anderen Eiern konstatierten Weise zu einem bläschenförmigen ersten Furchungskern verschmelzen.

Ich wiederhole hier, was ich schon in einem Nachtrag zum ersten Heft dieser Studien ausgesprochen habe: daß ZACHARIAS einen Beweis für seine Behauptungen nicht beigebracht hat. Seine Zeichnungen demonstrieren den Austausch der Elemente zur Bildung zweier halb männlicher, halb weiblicher Kerne nicht, und wie er „auf das bestimmteste“ versichern kann, daß, wenn Geschlechtskerne entstehen, diese stets zu einem typischen ersten Furchungskern verschmelzen, verstehe ich nicht. Denn er hat doch auch, wie andere Beobachter, nur abgetötete Eier untersucht und kann es also einem sich selbständig weiter entwickelnden Kern nicht ansehen, ob derselbe ein nach seinem Modus bereits konjugierter oder ein Geschlechtskern ist.

Schon an jenem Ort habe ich betont, daß ich unter allen Eiern, die mir zu Gesicht gekommen sind — und deren Zahl ist eine sehr große — nur äußerst wenige (etwa zehn) mit einem einheitlichen ersten Furchungskern angetroffen habe, sonst nur solche mit zwei Kernen, die bis zur Entstehung der ersten Furchungsspindel selbständig bleiben. Müßte man nun nach ZACHARIAS erwarten, daß in denjenigen meiner Eier, die im Moment der Entstehung der beiden Kerne abgetötet worden sind, in außerordentlich überwiegender Zahl die Doppelbefruchtung zu konstatieren wäre, so kann ich thatsächlich umgekehrt in allen diesen Eiern mit voller Sicherheit feststellen, daß wahre Vorkerne sich bilden. Und auf diesen Punkt will ich hier noch mit einigen Worten eingehen. Zu der Zeit, wo nach ZACHARIAS der Austausch der chromatischen Elemente zur Bildung der beiden halben Furchungskerne stattfinden müßte, und dies wäre auf jenem Stadium, wo die Elemente noch nicht begonnen haben, Fortsätze zu treiben, liegen in allen meinen Präparaten die männlichen Elemente, umschlossen von ihrem Protoplasmakörper, im Zentrum des Eies, die weiblichen nahe an der Oberfläche. In dieser gegenseitigen Lagerung nehmen die beiden bläschenförmigen Kerne ihre Entstehung. Eine Umgruppierung der Elemente, wie sie ZACHARIAS postuliert, ist vollkommen ausgeschlossen. Später behält der Eikern seine oberflächliche Lage in der Regel bei und der Spermakern ist nun infolge seiner Wanderung gegen die Peripherie gewöhnlich noch weiter von ihm entfernt als im Anfang. Aber auch wo die männlichen Elemente sich gegen die weiblichen hinbewegt haben, wie ein solcher seltener Fall in Fig. 16 dargestellt ist, läßt sich doch mit

Sicherheit angeben, daß wir es nicht mit kopulierten Kernen, sondern mit Ei- und Spermakern zu thun haben. Einerseits sind nach den oben ausführlich besprochenen Charakteren die beiden Kerne an sich auf diesem Stadium leicht zu erkennen: der Eikern an seiner eingeschnürten Vakuole und der symmetrischen Verteilung der Elemente in den beiden Kernhälften, der Spermakern durch den Mangel dieser Eigenschaften. Außerdem aber müssen die an den einen Kern herantretenden Verbindungsfasern und der dem andern angeschmiegte färbbare Protoplasmakörper jeden Zweifel an der Natur der beiden Kerne beseitigen.

Ich halte mich nach dem Gesagten für berechtigt zu dem Schluß, daß der von ZACHARIAS behauptete Befruchtungsmodus, wenn er, was ich mir zu bezweifeln erlaube, wirklich vorkommt, als ein Ausnahmsfall anzusehen ist, dem jede prinzipielle Bedeutung abgesprochen werden muß.

Im Vorstehenden ist bereits erwähnt, daß eine Verschmelzung der beiden bläschenförmigen Gerüstkerne zu einem gleichartigen ersten Furchungskern im Ei von Ascaris megalocephala vorkommen kann. Dieser Modus der Kernvereinigung ist von NUSSBAUM (2), CARNOY (6), ZACHARIAS (9) und mir (10) beobachtet worden, und ich möchte fast glauben, daß auch VAN BENEDEN, obgleich er an verschiedenen Stellen seines Werkes das Gegenteil versichert, typische erste Furchungskerne gesehen hat. Wenigstens heißt es auf pag. 9 seiner Abhandlung über den weiblichen Geschlechtsapparat von Ascaris megalocephala: „Les oeufs arrivés au voisinage du vagin n'ont pas encore subi la première segmentation; la plupart d'entre eux montrent deux pronucleus bien apparents dans le globe vitellin rétracté. Quelques-uns laissent apercevoir, à la place des deux pronucleus, le premier noyau embryonnaire formé aux dépens des deux pronucleus.“ Vielleicht hat VAN BENEDEN auf Grund seiner späteren Resultate diese früheren Beobachtungen wieder in Zweifel gezogen und im Sinne einer bloßen sehr dichten Aneinanderlagerung der beiden Geschlechtskerne aufgefaßt [1]).

---

1) In einer neuen, gemeinschaftlich mit A. NEYT veröffentlichten Arbeit VAN BENEDEN's (14) ist übrigens die Verschmelzung von Ei- und Spermakern zu einem bläschenförmigen ersten Furchungskern als seltenes Vorkommnis ($3^0/_0$ der beobachteten Eier) zugegeben.

Es scheint, daß verschiedene Weibchen hinsichtlich der Vereinigungsart der Geschlechtskerne ihrer Eier sich verschieden verhalten, daß bei manchen fast ausschließlich eine Vereinigung der Kerne erst in der Spindel, bei anderen schon im Zustand des Bläschens mit chromatischem Gerüst vorkommt. Denn während van Beneden und ich fast nur den ersteren Modus beobachtet haben, scheint Nussbaum (2) umgekehrt nur die Entstehung eines bläschenförmigen Furchungskerns gesehen zu haben. Dieser Forscher bildet ein Stadium ab, wo der erste Furchungskern eben in Bildung begriffen ist; derselbe ist hantelförmig eingeschnürt und läßt so noch den Anteil, den die beiden Geschlechtskerne an seiner Bildung nehmen, feststellen. Ganz ähnlich konnte ich selbst den Vereinigungsvorgang in drei verschiedenen Stadien beobachten, die ich in Fig. 52—54 (Taf. III) abgebildet habe. In der ersten Figur sieht man die beiden Kerne an dem einen Ende zu Spitzen ausgezogen, die sich gegeneinander neigen und mit ihren Enden sich berühren. Das nächste Stadium zeigt diese Berührungsstelle etwas vergrößert. Es macht mir den Eindruck, als seien in dem Bereich, in dem die Kerne aneinander liegen, die Membranen schon geschwunden und also bereits eine Kommunikation der beiden Vakuolen vorhanden. In dem dritten Ei endlich ist die Kommunikation eine weite geworden; hier liegt ein einheitlicher erster Furchungskern vor, der nur durch seine Form noch die Bildung aus zwei Kernen verrät.

Die drei Präparate sprechen für die Annahme, daß von den Membranen der beiden Kerne bei der Verschmelzung nur ein ganz kleiner Teil, oder, noch wahrscheinlicher, überhaupt nichts aufgelöst wird, daß vielmehr in jeder Membran da, wo sie zunächst mit einer feinen Spitze die andere berührt, durch Dehiscenz eine anfangs sehr kleine Öffnung entsteht, deren Ränder mit denen der anderen verschmelzen, so daß die beiden Membranen nun eine einheitliche geschlossene Lamelle darstellen. Der Vorgang wäre analog dem so häufigen embryogenetischen Prozeß, wo zwei epithelial begrenzte Hohlräume miteinander in Kommunikation treten. Die beiden Kernhälften stehen zunächst nur durch eine sehr enge Öffnung in Verbindung, und der Furchungskern erinnert dadurch an den jungen Eikern. Wie dieser rundet er sich erst allmählich zur Kugel ab. Mit dieser Anschauung, wonach die Membranen von Ei- und Spermakern ganz in die des ersten Furchungskerns eingehen, stimmt auch das Verhalten, welches die chromatische Substanz bei der Verschmelzung beobachten läßt, überein. Diese

Substanz überzieht in den beiden Geschlechtskernen die Innenfläche der Membran in Form eines gleichmäßig verteilten dichten Retikulums. Würden die Membranen in größerer Ausdehnung bei der Verschmelzung aufgelöst, so müßte wohl in dem Stadium der Fig. 53 und 54 die chromatische Wandschicht beider Kerne, soweit sie an diesem Teil der Membran ihre Lage hatte, den Raum des einheitlichen Kerns als Scheidewand durchziehen. Davon ist jedoch keine Spur zu sehen; der Furchungskern, auch wenn er noch aus zwei scharf voneinander abgesetzten Hälften besteht, zeigt gerade so, wie Ei- und Spermakern, nur an seiner Membran ein gleichmäßig entwickeltes Gerüst. Es scheint demnach, daß bei der Eröffnung der beiden Kernräume gegeneinander das Gerüst eines jeden Kerns seiner Membran folgt, daß es also wie diese aus der geschlossenen Kugel- oder Eiform allmählich in die einer Halbkugel übergeht. Dabei kommen die beiden Gerüste mit ihren so entstehenden freien Rändern miteinander in Berührung und scheinen nun zusammen eine einfache kontinuierliche Rindenschicht darzustellen.

Auch Zacharias (9) hat die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne näher beschrieben und in Fig. 21 (Taf. X) abgebildet. Allein es kann meines Erachtens gar keinem Zweifel unterliegen, daß diese Figur die erste Furchungsspindel im Stadium des Dyaster (Flemming), wo die Enden der Schwesterfäden noch miteinander zusammenhängen, darstellt. Sie ist zwischen die Fig. 33 und 34 des genannten Forschers einzureihen.

Von den Veränderungen, die der bläschenförmige erste Furchungskern bis zur Ausbildung der Spindel erleidet, habe ich nur ein einziges Stadium gesehen, das in Fig. 55 (Taf. III) abgebildet ist. Der Kernraum ist beträchtlich geschrumpft, die Membran wenigstens an einzelnen Stellen noch deutlich nachweisbar; an zwei entgegengesetzten Enden des Kerns erkennt man die Spindelpole mit ihren Strahlungen. Das Kerngerüst hat sich zu homogenen Fäden kontrahiert, deren Zahl wegen der dichten Aneinanderlagerung nicht bestimmt werden kann, aber wohl sicherlich vier beträgt. Denn wir wissen durch die Untersuchungen von Nussbaum und Zacharias, daß aus dem einheitlichen ersten Furchungskern stets vier Schleifen hervorgehen. Ist die karyokinetische Figur, die auf diese Weise entsteht, einmal völlig ausgebildet, so läßt sie sich von jener, die aus den nicht verschmolzenen Geschlechtskernen sich aufbaut und die nach van Benedens Entdeckung gleichfalls stets vier Schleifen enthält, nicht mehr unter-

scheiden. Die Entstehung der Teilungsfigur nach diesem letzteren Modus bildet in meinen Präparaten die fast ausschließliche Regel und soll, soweit die Kerne daran beteiligt sind, im Folgenden besprochen werden.

Das Wesentliche und fundamental Wichtige an diesem Vorgang liegt in der Entdeckung VAN BENEDEN's, daß die beiden Vorkerne, jeder für sich allein, alle die Umwandlungen durchmachen, welche wir sonst an Kernen, die sich zur Teilung vorbereiten, beobachten. Aus dem Gerüst eines jeden Kerns entstehen zwei Schleifen, die erst in der Spindel zu einer einheitlichen Figur vereinigt werden.

Kann ich in diesem Hauptpunkt die Resultate VAN BENEDEN's vollkommen bestätigen [1]), und zwar auch an Eiern, gegen die der Einwand, daß sie krankhafte Veränderungen erlitten hätten, nicht erhoben werden kann (siehe Einleitung), so muß ich dem Detail seiner Angaben in verschiedener Hinsicht widersprechen. Für VAN BENEDEN ist ja, wie wir oben gesehen haben, das Chromatin eine chemische Substanz, die ein achromatisches, an sich von dem Retikulum der Zellsubstanz nicht unterschiedenes Gerüst imbibiert, sich in demselben ausbreitet und dasselbe auch wieder verläßt. So beruht nach seiner Anschauung die Ausbildung des Knäuels darauf, daß das Chromatin, welches bisher ziemlich gleichmäßig in dem Netzwerk der Kernmembran verteilt war, sich nun auf einzelne Stränge dieses Gerüsts zusammenzieht, während die anderen achromatisch zurückbleiben. Meine Untersuchungen dagegen, sowohl über die Entstehung, als auch über die Auflösung des Kerns, führen mich zu dem Resultat, daß das Kerngerüst, ob chromatisch oder achromatisch, einen völlig selbständigen, eigenartigen Bestandteil der Zelle darstellt, der zwar seine Form sehr mannigfach verändert, in jeder Form aber die gleiche Konstitution bewahrt [2]).

1) Von besonderer Wichtigkeit in dieser Beziehung sind die Untersuchungen CARNOY's (6), der nicht nur bei Asc. meg., sondern auch bei einer Reihe anderer Nematoden eine selbständige Vorbereitung der beiden Geschlechtskerne zur Teilung nachweisen konnte. — Für Asc. meg. hat neuerdings auch KULTSCHITZKY (22) die Entdeckung VAN BENEDEN's bestätigt.

2) Damit soll jedoch keineswegs behauptet werden, daß nicht in manchen Kernen noch ein zweites (achromatisches) Gerüst unabhängig von jenem ersteren und vielleicht mit dem Retikulum der Zellsubstanz identisch bestehen könne.

Nachdem in den beiden Kernen das Gerüst sich gleichmäßig an der Peripherie verteilt hat, nehmen dieselben ohne Zweifel noch an Größe zu, ehe die Bildung des Knäuels beginnt. Wenigstens gestatten die Differenzen, die sich in der Größe der ruhenden Kerne von einem Ei zum andern beobachten lassen, kaum eine andere Erklärung.

Ei- und Spermakern eines und desselben Eies sind meistens von gleicher Größe und repräsentieren völlig oder doch nahezu die gleiche Entwicklungsstufe. Die ersten Anzeichen, daß die chromatische Substanz sich wieder in kompakte Körper kontrahieren will, geben sich darin zu erkennen, daß einzelne Fädchen des Kerngerüstes unter den benachbarten durch ihre Stärke auffallen. Schon am Eikern der Fig. 18 nehmen wir die ersten Spuren dieser Strukturveränderung wahr, während im Spermakern ein ziemlich gleichmäßig entwickeltes Gerüst vorliegt. Diese Verstärkung einzelner Gerüstbalken tritt nicht auf kurze Strecken, etwa zwischen zwei Knotenpunkten, regellos bald da, bald dort auf, sondern von Anfang an sieht man ziemlich lange Stränge des Gerüsts gleichmäßig verdickt und in vielfach winkelig geknicktem Verlauf der Kernmembran folgen. Es ist die Regel, daß eine solche verstärkte Partie des Retikulums, soweit sie verfolgt werden kann, als eine einfache Linie verläuft; nur sehr selten sieht man in einem Punkt drei solche Züge zusammenstoßen. Wie die Verdickung entsteht, das ist auf dem vorliegenden frühesten Stadium kaum zu sagen. Denn die Konstitution des Kerngerüsts ist durch die beschriebene Veränderung nicht wahrnehmbar alteriert; die verdickten Stränge nehmen in gleicher Weise Anteil an der Bildung der einzelnen Maschen des Retikulums wie die anderen Fädchen. Erst etwas spätere Stadien lassen feststellen, daß die Zunahme einzelner Gerüststränge auf Kosten der übrigen vor sich geht, indem jeder Faden, der einmal ein geringes Übergewicht über die benachbarten gewonnen hat, allmählich das ganze Netzwerk seiner Umgebung in sich aufsaugt. Dieser Vorgang wird durch die Figuren 19 und 20 sehr anschaulich gemacht. Ungefähr in der Mitte zwischen zwei verdickten Strängen erfährt das zwischen denselben ausgespannte Gerüst eine vollständige Unterbrechung, womit gleichsam wie durch eine Wasserscheide für jeden Faden ein bestimmtes Stromgebiet abgegrenzt wird. Jedem Hauptstrang hängt so auf beiden Seiten ein bald ausgedehnteres, bald nur spärliches anastomosierendes Fadenwerk an, das mit zunehmender Verdickung des ersteren immer schwächer wird und in Fig. 20 nur noch aus kurzen ein-

fachen Seitenzweigen besteht. Ob das Fadenwerk, das durch diese Umformung aus dem Kerngerüst entstanden ist, einen einfachen kontinuierlichen Knäuel darstellt oder aus mehreren getrennten Abschnitten besteht, konnte ich auf diesem Stadium nicht feststellen. Die einzelnen Abschnitte, die man bei einer Einstellung auf die Oberfläche des Kerns verlaufen sieht, sind von ziemlich gleichmäßiger Stärke und vielfach in der unregelmäßigsten Weise geschlängelt und geknickt. Wo früher ein Gerüstknoten bestand und jetzt noch die letzten Reste des Retikulums als kurze Seitenäste aufsitzen, läßt sich meist eine sehr scharfe winklige Biegung konstatieren. Stellt man den größten Durchschnitt des Kerns ein, so erkennt man, daß die einzelnen Abschnitte nicht durchaus der Innenfläche der Kernmembran angeschmiegt sind, sondern daß sie zum Teil in geringer Entfernung von derselben verlaufen. So kann es vorkommen, daß man bei der Oberflächenansicht (Fig. 20) zwei Fäden, resp. verschiedene Strecken eines Fadens sich kreuzen sieht, indem der eine eine oberflächliche, der andere eine tiefere Lage innehat.

Sind die letzten Seitenästchen völlig eingezogen, so bestehen die weiteren Veränderungen wesentlich in einer Kontraktion: der Faden wird kürzer und dicker. Bei diesem Vorgang werden die zahlreichen Biegungen und Knickungen immer mehr ausgeglichen; zunächst verschwinden die letzteren und der Faden erhält einen sanft geschlängelten Verlauf. Es ist selbstverständlich, daß derselbe bei dieser Kontraktion gleitende Bewegungen ausführen muß. Dabei behält er nicht immer mit allen seinen Teilen die oberflächliche Lage bei, sondern nicht selten zieht ein Abschnitt, anstatt den Umweg an der Membran einzuschlagen, mitten durch den Binnenraum der Vakuole. In Fig. 21 sind von beiden Kernen nur die oberen Hälften gezeichnet; in dem links gelegenen Kern sieht man einen Faden von der Oberfläche in einem ziemlich scharfen Winkel abbiegen und in die Tiefe steigen. In Fig. 22 ist in dem höher gelegenen Kern die ganze chromatische Substanz eingezeichnet, in dem tieferen gleichfalls, soweit sie nicht durch den anderen Kern verdeckt ist. Auf diesem Stadium kann ich meist zwei vollkommen voneinander getrennte, ungefähr gleich lange Fäden in jedem Kern nachweisen. In dem oberen Kern der citierten Figur lassen sich dieselben deutlich verfolgen. Es ist bemerkenswert, daß in diesem Kern, der seiner Lage nach mit großer Wahrscheinlichkeit als der Eikern bezeichnet werden kann, jeder Faden nur in der einen Kernhälfte verläuft; man kann den

Kern so in zwei Halbkugeln zerlegen, daß in einer jeden nur Teile eines und desselben Fadens sich finden. Es erinnert dieses Verhalten an die Entstehungsgeschichte des Eikerns, wo wir ja gleichfalls jede Kernhälfte nur von dem einen Element mit Beschlag belegt fanden. In dem anderen Kern ist eine solche Halbierung nicht möglich.

An jenen Präparaten, die ich nach allen Anzeichen für die am besten konservierten halten muß, erscheint der Kernfaden parallel konturiert, vollkommen homogen und gleichmäßig chromatisch. Ich muß dies im Gegensatz zu VAN BENEDEN und ZACHARIAS hervorheben, welche an dem Knäuel eine rosenkranzartige Struktur haben erkennen können, die besonders bei dem letztgenannten Autor in einer ganz erstaunlichen Schärfe und Regelmäßigkeit sich gezeichnet findet. An einem Teil meiner Präparate sehe ich allerdings etwas Ähnliches: der Faden zeigt in unregelmäßiger Weise abwechselnd dickere und dünnere Abschnitte, ohne daß in den letzteren das Chromatin völlig unterbrochen wäre. Allein, daß der Knäuel in diesen Eiern schlechter erhalten ist als in jenen, wo derselbe in der beschriebenen und gezeichneten Weise als ganz gleichmäßig dicker Faden ohne jegliche erkennbare Struktur vorliegt, dafür spricht sehr entschieden der Umstand, daß ich an solchen Präparaten fast stets die Kernvakuole unregelmäßig geschrumpft und den Faden selbst in eigentümlicher Weise verzerrt und geknickt fand. Es kann ja keinem Zweifel unterliegen, daß die von VAN BENEDEN und ZACHARIAS konstatierte Struktur, selbst wenn sie nur infolge einer mangelhaften Konservierung sichtbar würde, in irgend einer Eigentümlichkeit des Kernfadens ihren Grund haben muß. Es fragt sich nur, in welcher Weise man sich eine solche vorzustellen hat. Man könnte versucht sein, die einzelnen verdickten Abschnitte als selbständige Bestandteile des Fadens aufzufassen, in ihnen die „Elemente" des Kerngerüstes zu sehen und die Fäden nur als Ketten solcher Individuen ohne selbständige morphologische Bedeutung zu betrachten. Gegen diese Auffassung der Anschwellungen, die wahrscheinlich das Gleiche sind wie die PFITZNER'schen Körner in den Kernen der Salamanderzellen, muß ich mich mit Entschiedenheit aussprechen, wenigstens für Ascaris megalocephala, soweit ich hier aus eigener Erfahrung und nach den Angaben von VAN BENEDEN und ZACHARIAS urteilen kann. Eine solche Anschauung scheint mir nämlich mit dem Verhalten, welches die verdickten Abschnitte in verschiedenen Stadien der Kontraktion der Schleifen erkennen lassen, ganz unverträglich

zu sein. Wären es selbständige Unterabteilungen, wodurch die Einkerbungen der Fäden verursacht werden, so müßten dieselben wohl, wenn der Faden sich verkürzt und entsprechend an Dicke zunimmt, nicht in ihrer Zahl sich ändern, sondern einen Wechsel ihrer Form erleiden. Sind sie anfangs Kugeln, so müßten sie nach der Kontraktion als in der Längsrichtung des Fadens abgeplattete und im Querschnitt entsprechend verbreiterte Scheiben sich darstellen. Dies ist jedoch durchaus nicht der Fall. Der Faden mag lang und dünn oder kurz und dick sein, die Anschwellungen, stets in einfacher Reihe aufeinander folgend, sind immer annähernd kugelig, dort klein und zahlreich, hier groß und in geringer Zahl vorhanden. So kann ich in einem Faden der Fig. 24 (Taf. X) von Zacharias 104 Körner zählen, während eine der vollkommen kontrahierten Schleifen, wie sie in Fig. 30 die Äquatorialplatte der Spindel bilden, deren nur 18 enthält. Die Abhängigkeit der Anschwellungen von der Form des Fadens, die sich in diesem Verhalten ausspricht, tritt noch viel klarer in solchen Fällen zu Tage, in denen der Faden in verschiedenem Bereich einen wechselnden Durchmesser besitzt, so besonders auf späteren Stadien, wo sehr häufig jede Schleife an ihren Enden klobig anschwillt, während sie sich in der Mitte entsprechend verdünnt. Hier werden die einzelnen kugeligen Abschnitte, die vorher in dem gleichmäßig dicken Faden durchaus von einer Größe waren, in dem mittleren Bereich wieder kleiner und zahlreicher, während sie an den Enden, der Verdickung des Fadens genau proportional, an Volumen gewinnen. Ich glaube, diese Thatsachen lassen sich mit der Annahme, daß den Anschwellungen eine bestimmte morphologische Wertigkeit zukomme, nicht vereinigen. Viel größere Wahrscheinlichkeit scheint mir die Vermutung für sich zu haben, daß wir in der segmentalen Struktur der Chromatinfäden einen eigentümlichen Kontraktionszustand zu erkennen haben, der vielleicht mit der Bewegung der Fäden in Zusammenhang steht. So ließe es sich am besten verstehen, wie diese Anordnung bald aufs deutlichste ausgeprägt sein kann, während sich an anderen Präparaten nicht die geringste Spur davon nachweisen läßt. Daß diese Erklärung auch für andere Objekte, an denen eine ähnliche Struktur nachgewiesen worden ist, ausreichend sei, behaupte ich nicht.

Noch in einem zweiten Punkte kann ich mich den Angaben von van Beneden und Zacharias nicht unbedingt anschließen. Beide Forscher haben in jedem Kern zunächst einen kontinuierlichen Knäuel nachweisen können, der sich erst später in zwei Schleifen

segmentiert. Ich selbst habe einen ununterbrochenen Kernfaden nie gesehen, obgleich ich frühere Stadien als die beiden genannten Forscher analysiert habe. Denn meine Fig. 22, in der ich zwei völlig getrennte Fäden mit Sicherheit nachweisen kann, repräsentiert eine viel jüngere Phase des Knäuels, als ZACHARIAS' Fig. 27 (Taf. X) und VAN BENEDEN's Fig. 11 (Taf. XIXbis), die frühesten Bilder, in denen diese Autoren das gesamte chromatische Material der Kerne darstellen. Zunächst folgt also aus meinen Präparaten, daß die Segmentierung schon viel früher eintreten kann, als jene Forscher dies angeben. Bedeutungsvoller scheint mir eine zweite Thatsache zu sein. Ich habe häufig beobachtet, daß die zwei Fäden mit ihren Enden dicht aneinander liegen, so daß nur eine schmale achromatische Unterbrechung (ich kann nicht sagen, ob ein geformtes achromatisches Verbindungsstück) erkennen läßt, daß kein kontinuierlicher Knäuel mehr vorliegt. Man wird diese Bilder so deuten, daß hier der Faden gerade im Begriff sei, sich zu segmentieren, oder daß die Spaltung soeben beendet sei.

Und diese Erklärung ist gewiß richtig, wenn es überhaupt feststeht, daß jemals ein einziger Faden vorhanden ist. Dies scheint mir jedoch durchaus nicht erwiesen zu sein. Nach meinen Präparaten ist die Möglichkeit offen zu halten, daß in einem nur scheinbar einheitlichen Faden doch von Anfang an die zwei Elemente bereits völlig gesondert bestehen und nur miteinander verklebt sind. Gegen diese Annahme können auch die Präparate von VAN BENEDEN und ZACHARIAS nichts beweisen; denn daß die Unterbrechung, die ich in meinen Präparaten habe auffinden können, an den in regelmäßigen Abständen stark eingeschnürten Fäden, die den genannten Autoren vorgelegen haben, sich kaum wird nachweisen lassen, ist einleuchtend. Wir werden unten in den Kernen der beiden ersten Furchungskugeln ein sehr schönes Beispiel dafür kennen lernen, daß die einzelnen chromatischen Elemente mit von Anfang an völlig freien Enden aus dem Kerngerüst hervorgehen können, daß also der kontinuierliche Knäuel — mag er nun wirklich oder nur scheinbar einheitlich sein — kein wesentliches Moment der Karyokinese darstellt.

Während die zwei Elemente eines jeden Kernes sich immer mehr verkürzen, zeigen sich Veränderungen der Vakuole, welche schließlich zu deren völligem Verschwinden führen. Nach den verschiedenen Bildern, die ich von diesen Veränderungen gesehen habe, kann ich es mir nicht anders erklären, als daß die Auflösung des Kernbläschens nicht stets in der gleichen Weise erfolgt. In

einzelnen Kernen sieht man, ohne daß sich irgend eine Veränderung oder Unterbrechung der Membran nachweisen ließe, den anfangs ganz lichten Kernraum von einer immer dichteren Substanz erfüllt, die sich schließlich von der umgebenden Zellsubstanz nicht mehr unterscheidet (Fig. 24); dann erst verschwindet die Membran, und nun zeigt die Umgebung der chromatischen Elemente nicht den geringsten Unterschied von der übrigen Zellsubstanz. In anderen Fällen geht der Auflösung der Vakuole eine Schrumpfung derselben vorher. Man findet die beiden Kernfäden auf einen engen Raum zusammengeknäuelt und die Membran den Umrissen derselben dicht angeschmiegt (Fig. 25). Der Binnenraum des Bläschens ist (an den Alkoholpräparaten) noch ebenso hell und strukturlos wie auf früheren Stadien. Diesem Verhalten entsprechen als Folgestadien vielleicht jene Bilder, wo man nach völliger Auflösung der Membran die chromatischen Elemente von einem hellen Hof umgeben sieht (Fig. 37, Taf. II), der jedoch bald verschwindet.

Das Endresultat ist also stets das gleiche: die Kernfäden kommen direkt in gewöhnliches Protoplasma zu liegen.

Was aus den Nucleolen wird, konnte ich nicht ermitteln. So viel scheint mir sicher zu sein, daß sie nicht in den Knäuel aufgenommen werden. Denn auch wenn die beiden Elemente schon nahezu ihre definitive Form angenommen haben, lassen sich die Kernkörperchen getrennt von jenen nachweisen (Fig. 23 und 24). Es ist also sehr wahrscheinlich, daß sie bei der Auflösung des Bläschens in die Zellsubstanz gelangen, wo sich ihre weiteren Schicksale nicht mehr verfolgen lassen.

Werfen wir noch einen Blick zurück auf die Lage, welche die beiden Kerne, seit ihrer völligen Ausbildung, im Ei und gegeneinander einnehmen, so ergeben sich in dieser Hinsicht sehr beträchtliche Schwankungen. Die Kerne liegen bald nach Möglichlichkeit im Zentrum des Eies und sind dann häufig so dicht aneinander geschmiegt, daß sie sich gegenseitig abplatten, und die trennende Scheidewand zwischen beiden Bläschen nur aus den beiden Membranen gebildet sein kann, bald liegen sie der Oberfläche nahe und können dann ebenfalls bis zur Berührung benachbart sein, aber auch weit voneinander entfernt liegen. Die Fälle enger Ananeinderlagerung legen die Frage nahe, wie es denn kommt, daß die beiden Kerne nicht verschmelzen, nachdem doch eine Vereinigung der Geschlechtskerne im Bläschenzustand im Ei von Ascaris meg. konstatiert ist. Ohne daß hierauf vor der Hand eine bestimmte Antwort möglich ist, scheint mir doch die Vermutung

einige Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, daß die Verschmelzung nur so lange vor sich gehen kann, als die Kerne in ihrer Ausbildung begriffen sind, daß dieselbe dagegen nicht mehr stattfinden kann, wenn das Gerüst sich wieder zu kontrahieren beginnt. Es ist mir kein Fall bekannt, daß zwei Kerne in den Anfängen der Knäuelphase oder in noch späteren Stadien sich vereinigen. Daß die Konjugation der bläschenförmigen Ei- und Spermakerne in meinen Präparaten so selten ist, ließe sich dann einfach so erklären, daß die beiden Kerne, solange eine Verschmelzung möglich ist, in der Regel zu weit voneinander entfernt sind.

Wie die Lage der Geschlechtskerne selbst, so ist nach deren Auflösung die der beiden Schleifenpaare eine sehr variable. Außerdem zeigen sich in verschiedenen Eiern gewisse Differenzen in der Entwickelungsphase der beiden Schleifen zur Zeit der Kernauflösung. In Fig. 24, wo das Kernbläschen noch besteht, haben die Elemente schon nahezu die Form, die wir später in der ersten Furchungsspindel an ihnen wahrnehmen werden; in Fig. 50 (Taf. III) dagegen erscheinen sie noch als relativ lange Fäden, obgleich von der Vakuole keine Spur mehr sichtbar ist. Noch auffallender tritt diese Differenz hervor, wenn ich die Zeichnungen von Zacharias vergleiche, wo sogar die noch kontinuierlichen Knäuelfäden direkt in der Zellsubstanz liegen. Von der definitiven Form, welche die Elemente vor ihrem Eintritt in die Spindel erreichen, läßt sich allgemein folgendes sagen. Während jeder Faden anfänglich in ganzer Ausdehnung den gleichen kreisförmigen Querschnitt aufweist, macht sich bei fortschreitender Verkürzung eine Änderung bemerkbar derart, daß nur die Enden der Elemente auf kürzere oder längere Strecke diesen Querschnitt bewahren, der mittlere Abschnitt dagegen die Form eines Bandes annimmt (Fig. 24). Sieht man auf die Breitseite dieses Abschnitts, so tritt die Differenz zwischen seiner Form und der der Enden nur sehr wenig oder gar nicht hervor. Erblickt man aber den bandförmigen Abschnitt der Schleife von seiner schmalen Seite, so erscheinen die Enden als keulenförmige Anschwellungen von größerer oder geringerer Mächtigkeit. In der Regel besitzt jedes Element eine scharf ausgeprägte winkelige Biegung; dieser Schleifenwinkel ist meist dem einen Ende beträchtlich genähert; manchmal tritt er kaum hervor. Neben diesem Winkel kann jedes Element noch sanftere Krümmungen in wechselnder Zahl und Richtung aufweisen. Das Volumen der vier Schleifen ist, soweit sich dasselbe schätzungsweise feststellen läßt, ungefähr das gleiche. In der

gegenseitigen Lagerung der beiden aus jedem Kern hervorgegangenen Elemente läßt sich keine Gesetzmäßigkeit erkennen; ebensowenig tritt eine solche zur Zeit, wo die Vakuole noch besteht, hervor. Eine RABL'sche „Pol- und Gegenpolseite", bedingt durch eine bestimmte Lage der Schleifenwinkel und Schleifenenden, existiert nicht[1]).

Wir haben in die Bildung des Eikerns stets zwei chromatische Elemente eingehen sehen; die gleiche Zahl ließ sich, wenn auch nicht immer mit Sicherheit, für den Spermakern konstatieren. Bei der Auflösung der Kerne gehen aus jedem zwei Elemente wieder hervor. Besteht zwischen diesen und jenen eine Kontinuität, d. h. ist jede Schleife dasselbe Individuum, welches früher als Stäbchen existiert hat? Wir müssen die Antwort auf diese Frage schuldig bleiben. Wir waren zwar bei Verfolgung der Ausbildung des Eikerns lange Zeit imstande, in dem chromatischen Gerüst die zwei Elemente getrennt nachzuweisen, indem jedes nur in der einen Hälfte der Vakuole sich ausbreitet; wir konnten auch im Knäuelstadium des Eikerns schon frühzeitig feststellen, daß zwei getrennte Elemente vorhanden sind und daß in jeder Kernhälfte nur Teile eines und desselben Fadens verlaufen. Allein in den zwischenliegenden Stadien konnte diese Zweiheit der chromatischen Substanz durchaus nicht nachgewiesen werden. Noch weniger gelang dieser Nachweis im Spermakern. Wir müssen also die Möglichkeit offen lassen, daß die chromatische Substanz, die in jeder Schleife enthalten ist, zum Teil aus dem einen, zum Teil aus dem andern der beiden Stäbchen stammt. Mit Sicherheit läßt sich dagegen behaupten, daß eine solche Umgruppierung wenigstens nicht notwendig ist. Dazu berechtigen uns jene Fälle, von denen ich oben schon gesprochen habe, wo jedes der beiden weiblichen Elemente einen selbständigen Kern bildet (Fig. 45 und 46, Taf. III). Es kommt vor, daß diese zwei halben Eikerne niemals miteinander verschmelzen; jeder tritt für sich in die Knäuelphase ein und

1) Wenn VAN BENEDEN und NEYT (14) neuerdings die Existenz eines „Polfeldes" im Sinne RABL's an den beiden Geschlechtskernen beschreiben (p. 21) so bezweifle ich zwar nicht, daß eine derartige regelmäßige Kernstruktur unter Umständen vorkommen kann, muß aber auf Grund meiner Präparate und der nach denselben gefertigten Zeichnungen die allgemeine Gültigkeit eines solchen Verhaltens in Abrede stellen.

liefert eine einzige Schleife (Fig. 47, Taf. III). Hier kann also kein Zweifel bestehen: das Stäbchen, welches sich in das Kerngerüst auflöst, und die Schleife, die aus diesem hervorgeht, repräsentieren das nämliche chromatische Element. Von jenem wird nichts weggenommen zur Bildung einer anderen Schleife, zu dieser kommt kein Bestandteil eines anderen Stäbchens hinzu. Trotzdem hat das Element eine beträchtliche Umwandlung erfahren: es hat seine Form geändert und ist ungefähr auf das Doppelte seines früheren Volumens gewachsen, und wenn auch die neue Form vielleicht nur eine Folge des Wachstums ist, so ist doch die Vergrößerung eine unbestreitbare und sehr wesentliche Veränderung. Obgleich eine genaue Schätzung der Chromatinmenge in den verschiedenen Entwicklungsstadien des bläschenförmigen Kerns nicht möglich ist, läßt sich doch mit ziemlicher Sicherheit angeben, daß das Wachstum der chromatischen Substanz im Zustand des Gerüsts sich vollzieht. Denn einerseits nimmt das Kernbläschen, nachdem das Retikulum schon ganz an der Oberfläche konzentriert ist, noch an Größe zu, ohne daß dabei das Netzwerk feinfädiger und weitmaschiger würde, andererseits läßt sich schon in sehr frühen Knäuelstadien ermessen, daß die Menge der in dem Fadenwerk enthaltenen Substanz das Volumen der beiden Stäbchen bedeutend übertrifft.

Wir sind gewohnt, den bläschenförmigen Kern mit chromatischem Gerüst als etwas Selbstverständliches, als den notwendigen Ausgangspunkt für die Beurteilung der übrigen Kernzustände anzusehen und demgemäß die Frage nach der Bedeutung des Kreislaufs vom Gerüst des ruhenden Kerns durch die soliden chromatischen Elemente zum Gerüst zurück in die Form zu kleiden: Warum wandelt sich das Kernretikulum vor der Teilung in die kompakten Chromatinkörper um? — Wir können aber auch und vielleicht mit größerem Recht umgekehrt fragen: Warum bleiben denn die soliden Körper nicht von einer Teilung bis zur nächsten in dieser Form bestehen? Daß das Gerüst, der Teilung wegen, sich in die kompakten chromatischen Elemente kontrahiert, vermögen wir einzusehen; aber warum diese in das Gerüst übergehen, dafür fehlt uns bei unserer völligen Unwissenheit über die Wirkungsweise der chromatischen Substanz jeder Anhaltspunkt. Vermag dieselbe in ihrer kontrahierten Form ihre Funktionen nicht auszuüben? Wir wissen es nicht. Es wäre in diesem Dunkel von Wert, wenn auch nur e i n e spezifische Bedeutung des „ruhenden" Kerns nachgewiesen werden könnte. Eine solche scheint mir nun

darin zu liegen, daß die chromatische Substanz nur im Zustand des Gerüstes zu wachsen vermag. In der That, die riesige Vermehrung des Chromatins im wachsenden Organismus scheint nur im Ruhestadium des Kerns vor sich zu gehen. Die chromatischen Elemente der karyokinetischen Figur, die aus dem ruhenden Kern sich bilden, sind im allgemeinen doppelt so groß als die Tochterelemente der vorhergegangenen Teilung; die kontrahierten Elemente aber vergrößern sich nicht mehr. Daß sie diese Fähigkeit überhaupt nicht besitzen, dafür sprechen jene seltenen Fälle, wo dieselben wirklich von einer Teilung bis zur nächsten ohne Einschaltung eines Gerüststadiums persistieren, nämlich in der Richtungskörperbildung vieler Eier. So läßt sich besonders klar bei Ascaris megalocephala verfolgen, wie die Tochterelemente der ersten Richtungsfigur direkt zu den Mutterelementen der zweiten werden, ohne die geringste Vergrößerung zu erfahren [1]), so daß die zweite Spindel nur halb so viel Chromatin enthält als die erste. Mag also das Ruhestadium des Kerns für die Rolle, welche das Chromatin in der Zelle zu spielen hat, von Bedeutung sein oder nicht, so dürfen wir wenigstens diese Form mit großer Wahrscheinlichkeit als notwendige Bedingung für den Fortbestand der chromatischen Substanz betrachten, indem dieselbe allem Anschein nach nur im Zustand eines feinen Retikulums, das sich in einer Vakuole der Zellsubstanz ausbreitet, zu assimilieren und zu wachsen vermag.

IV. Die Veränderungen in der Zellsubstanz während dieser Zeit.

Im vorigen Abschnitt haben wir die beiden Geschlechtskerne bis zu dem Punkt verfolgt, wo jeder derselben nur noch durch zwei chromatische Elemente repräsentiert wird, die, zur Teilung bereit, direkt im Protoplasma liegen. Außer diesen vier Schleifen liefern die beiden Kerne für die karyokinetische Figur keinen weiteren Bestandteil. Die ganze achromatische Teilungsfigur nimmt

1) Die gegenteilige Angabe VAN BENEDEN's beruht darauf, daß dieser Forscher beim Studium der Eireifung die zwei durch verschiedenen Chromatingehalt charakterisierten Eiarten des Pferdespulwurms vor sich gehabt und nicht unterschieden hat.

ihren Ursprung in der Zellsubstanz. Parallel mit den Umwandlungsphasen der Kerne gehen Veränderungen im Protoplasma einher, die schließlich zu dem bekannten Bild der achromatischen Kernspindel mit den beiden Polsonnen führen. An den bisher besprochenen Abbildungen sind dieselben nicht dargestellt, weil sie an den Alkohol-Essigsäure-Präparaten [1]), nach denen diese Figuren gezeichnet sind, nur sehr wenig hervortreten. Diese Veränderungen sollen nun im Zusammenhang geschildert werden, und zwar nach Präparaten, die in Pikrin-Essigsäure gehärtet sind, welche Konservierungsmethode mir in dieser Hinsicht die besten Resultate geliefert hat.

In den Arbeiten von NUSSBAUM (2), VAN BENEDEN (3) und ZACHARIAS (9), in denen die Teilung des Eies von Ascaris megalocephala behandelt wird, ist über die Entstehung der ersten Spindel nichts enthalten. Selbst VAN BENEDEN, der in seinem großen Werke die karyokinetischen Vorgänge bis ins kleinste Detail verfolgt, hat die achromatische Teilungsfigur erst nach ihrer völligen Ausbildung, d. h. nachdem die vier chromatischen Elemente bereits zur Äquatorialplatte vereinigt sind, wahrgenommen.

In dem Referat eines von mir am 3. Mai 1887 in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München gehaltenen Vortrags (10) ist zum ersten Mal beschrieben, wie von der Ausbildung der beiden Geschlechtskerne an kontinuierliche Umwandlungen in der Zellsubstanz zur Bildung zweier körniger, mit je einem zentralen Körperchen ausgestatteter Kugeln führen, die schließlich durch das Zusammentreten mit den chromatischen Elementen die karyokinetische Figur erzeugen.

Kurz nachdem dieses Schriftchen verschickt worden war (zwischen dem 6. und 12. August), erschien im Moniteur Belge vom 20. August ein kurzer Bericht über „Nouvelles recherches sur la fécondation et la division karyokinétique“, welche von E. VAN BENEDEN und A. NEYT (11) am 7. August der Kgl. belgischen Akademie vorgelegt worden waren. Eine ausführlichere Darstellung dieser Untersuchungen (14) gelangte am 20. Oktober in meine Hände. Die Resultate, zu denen die beiden genannten Forscher hinsichtlich der Entstehung der Teilungsfigur gelangen, stimmen mit den von mir an dem oben genannten Ort beschriebenen Befunden in den Hauptpunkten überein.

Die Konstitution der Zellsubstanz des Ascariden-Eies ist eine

---

1) 1 Teil Eisessig auf 100 Teile Alk. abs.

sehr komplizierte, und ich kann nicht behaupten, daß ich imstande gewesen wäre, dieselbe vollkommen zu analysieren. Was vor allem eine richtige Vorstellung erschwert, das sind die außerordentlich wechselnden Bilder, die man mit verschiedenen Reagentien, ja mit einem und demselben Reagens erhält. Seitdem ich diesen Verhältnissen eine besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden begonnen habe, war es mir nicht möglich, auch nur einen lebenden Spulwurm zu erhalten, an dessen Eiern ich speziell hierauf gerichtete Konservierungsversuche hätte anstellen können. Ich beschränke mich daher auf die ganz allgemeine Angabe, daß nach den verschiedenen Präparaten, die ich gesehen habe, die Zellsubstanz aus einer homogenen Grundsubstanz gebildet wird, in der sich ein feinfädiges bald eng-, bald weitmaschiges Gerüst ausbreitet. Zwischen diesem Fadenwerk sind in die Grundmasse größere und kleinere Dotterkörper, sehr kleine regellos zerstreute Körnchen und eine spezifische, je nach dem Entwicklungszustand des Eies körnige oder fädige Substanz eingelagert.

Was ich im Folgenden mitteile, bezieht sich fast ausschließlich auf diese letztere Substanz. Die übrigen Bestandteile der Zelle nehmen, wie es scheint, an dem Teilungsvorgang keinen aktiven Anteil, sondern werden bei der Durchschnürung der Zellsubstanz ihrer Lage entsprechend einfach auf die Tochterzellen verteilt. Ich schließe dies daraus, daß ich den verschiedenartigen Habitus, welchen die mit Reagentien behandelte Zellsubstanz darbieten kann, in allen Entwicklungsstadien des Eies und der beiden ersten Furchungskugeln in gleicher Weise nachweisen konnte.

In meinem oben citierten Vortrag (10) habe ich jene Substanz der Zelle, welche im Moment der Teilung die achromatische Kernspindel mit den beiden Polstrahlungen darstellt, „Protoplasma im engeren Sinn", d. h. in der Beschränkung, welche Kupffer diesem Worte gegeben hat, genannt. Allein ich habe mir nachträglich klar gemacht, daß diese Bezeichnung aus zwei Gründen eine ungeeignete ist. Einmal muß ich mich den Ausführungen Flemming's [1]) anschließen, daß der Gebrauch des Wortes Protoplasma gegenwärtig ein so verschiedenartiger und demgemäß dieser Begriff ein so verschwommener ist, daß sich eine Beschränkung desselben auf einen einzelnen Zellenbestandteil kaum mehr durchführen läßt und zunächst jedenfalls nur Unklarheit und Verwirrung zur Folge haben muß. Sodann — und dies ist der gewichtigere

---

1) Flemming, Hauptwerk, p. 77 ff.

Grund — ist die Substanz, um die es sich hier handelt, mit dem Protoplasma KUPFFER's nicht identisch. Denn es besteht im Ascaridenei neben und unabhängig von derselben das oben bereits erwähnte und in Fig. 10 und 11 gezeichnete Retikulum, das höchst wahrscheinlich dem in anderen Zellen erkannten Fadenwerk gleichzusetzen ist und das sich von jener Substanz nicht nur durch seine Thätigkeit in der Zelle, sondern auch durch sein Verhalten gegen Reagentien ganz scharf unterscheidet. Damit ist aber zugleich der von FLEMMING für KUPFFER's „Protoplasma" eingeführte Name: „Filarmasse" und HANSTEIN-STRASBURGER's Bezeichnung: „Hyaloplasma", ebenso wie die LEYDIG'sche Benennung: „Spongioplasma" ausgeschlossen. Es ist möglich, daß diese vier Benennungen den Zellbestandteil, von dem hier die Rede sein soll, mit umfassen; allein wenn dies auch der Fall sein sollte, so bezeichnen sie doch jedenfalls mehr und daneben Teile von ganz verschiedenem Wert. Es ergiebt sich also das Bedürfnis nach einem neuen Namen, und so schlage ich gleich hier, um in der Folge alle Umschreibungen vermeiden zu können, den Ausdruck „Archoplasma" vor, eine Bezeichnung, die bequem ist und zugleich durch ihre Ableitung von ἄρχων die Rolle, welche das zu beschreibende Plasma in der Zelle spielt, einigermaßen andeutet.

Der Nachweis, daß das Archoplasma eine von den übrigen Zellbestandteilen verschiedene Substanz ist, läßt sich durch eine Reaktion derselben auf die Pikrin-Essigsäure führen. Wirkt diese Säuremischung in bestimmter Weise auf das Ei von Ascaris megalocephala ein, so verquellen alle Bestandteile der Zellsubstanz: Grundmasse, Fäden, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vakuolisierten, durchsichtigen Masse, in der nur die Struktur der Kerne und des Archoplasmas sich erhält.

So klar und beweisend diese Reaktion aber auch ist, so hat dieselbe doch den großen Mangel, daß sich ihr Eintreten nicht willkürlich hervorrufen läßt. Denn die Reaktion ist nicht oder wenigstens nicht ausschließlich in einer Eigenschaft der Konservierungsflüssigkeit begründet, sondern wesentlich bedingt durch den Widerstand, den die Eihüllen dem Eindringen des Reagens entgegensetzen, und zwar kommt hier ganz besonders die innere Perivitellinschicht in Betracht. Während die Pikrin-Essigsäure in der von mir gebrauchten Zusammensetzung alle Eier, die diese innere Hülle noch nicht gebildet haben, ziemlich gleichartig konserviert, liefert sie von Eiern nach Ausscheidung dieser Substanz sehr verschiedene Bilder. Einzelne Präparate bewahren nahezu

das Aussehen lebender Eier, andere zeigen sehr deutlich das in die Grundsubstanz eingebettete Fadenwerk, bei anderen ist nur die Archoplasmastruktur erhalten. Eine Vergleichung der Fig. 38, Taf. II, und 51, Taf. III, vermag eine Vorstellung zu geben, wie sehr zwei Eier des gleichen Muttertieres, die sich auf dem nämlichen Stadium befinden und die bis zur Glycerineinbettung miteinander genau den gleichen Prozeduren unterworfen worden sind, in ihrem Aussehen differieren können. Die Unterschiede lassen sich kaum anders erklären als dadurch, daß die Konzentration des Reagens, wenn dasselbe mit den einzelnen Eiern in Berührung kommt, eine sehr verschiedene ist, wobei vielleicht auch das Mischungsverhältnis der beiden Säuren von dem ursprünglichen mehr oder weniger abweicht. Experimentelle Untersuchungen in dieser Richtung konnte ich aus Mangel an Material bis jetzt leider nicht anstellen. Nach den Untersuchungen von van Beneden und Neyt (14) scheint es, daß die Essigsäure, und zwar eine sehr starke Essigsäure, das Eintreten der Reaktion bedingt. Die genannten Autoren haben die Eier, an denen sie die Entstehung der karyokinetischen Figur erforscht haben, mit Eisessig oder mit einer Mischung von Eisessig und absolutem Alkohol zu gleichen Teilen fixiert. An diesen Präparaten scheinen, nach den Zeichnungen zu urteilen, alle Bestandteile der Zellsubstanz, mit Ausnahme des Archoplasmas, zu einer homogenen, durchsichtigen Masse verquollen zu sein, gerade wie an einem Teil meiner Pikrin-Essigsäurepräparate. Geht man also darauf aus, an anderen Zellen die gleiche Isolation des Archoplasmas zu erzeugen, so wird wohl eine sehr konzentrierte Essigsäure die meisten Aussichten auf Erfolg bieten.

Man wird aus dem Gesagten den Eindruck gewinnen, daß die Präparate, auf die hier eine neue Struktur der Zelle gegründet werden soll, schlecht konserviert sind, und wenn gut konserviert so viel heißt wie: möglichst dem lebenden Zustand entsprechend, so ist der Erhaltungszustand der in Frage kommenden Eier in der That ein schlechter. Denn viele Strukturen, die im lebenden Zustand und bei anderer Behandlungsweise konstatiert werden können, sind an diesen Eiern, welche das Archoplasma in seiner Reinheit darstellen, fast vollkommen zerstört. Es müssen hier also ohne Zweifel tiefgreifende Veränderungen in der Zellsubstanz vor sich gegangen sein, und so ist der Verdacht naheliegend, daß die zu beschreibenden Strukturen, wenn auch einer realen Grundlage nicht entbehrend, so doch mehr oder weniger artifizielle seien. Daß

dies nicht der Fall ist, mag gleich hier auseinandergesetzt werden. Zunächst liefern die in Frage kommenden Eier an sich selbst den deutlichsten Beweis, daß die schlechte Konservierung oder völlige Auflösung einzelner Zellbestandteile nicht für alle übrigen Strukturen einen mangelhaften Erhaltungszustand zur Folge haben muß. Denn die Kerne dieser Eier sind, wenn auch nicht so vorzüglich wie die an meinem Alkohol-Essigsäurematerial, so doch immerhin gut konserviert und lassen, wie ein Blick auf die Fig. 26—36 (Taf. II) lehrt, die Chromatinmetamorphose in allen ihren Phasen deutlich verfolgen. Es muß also auch für die in der Zellsubstanz sichtbaren Strukturen wenigstens die Möglichkeit guter Konservierung unbedingt zugegeben werden. Weiterhin lassen sich die Archoplasmastrukturen der einzelnen Eier zu einem kontinuierlichen Entwicklungsgang aneinanderreihen, der den übrigen Veränderungen des sich teilenden Eies, besonders den Schicksalen der chromatischen Kernsubstanz, streng parallel läuft, so daß eine Serie von Eiern, welche die allmähliche Ausbildung der Geschlechtskerne und ihre Umbildung zur Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel Schritt für Schritt verfolgen läßt, zugleich in kontinuierlicher Folge die Umwandlungen der achromatischen Strukturen enthält. Übrigens ist ja eine Phase in den gesetzmäßig kreisenden Zuständen des Archoplasmas nichts anderes als die achromatische Kernspindel mit den beiden Polsonnen, deren Realität im lebenden Zustand niemand bezweifelt. Endlich lassen sich, ganz abgesehen von diesem allgemein bekannten Bild, zwar nicht alle, aber doch manche Entwicklungsformen des Archoplasmas — jene nämlich, wo diese Substanz zu einem scharf begrenzten Körper kontrahiert ist — an allen Eiern, sie mögen konserviert sein, wie sie wollen, mehr oder weniger deutlich erkennen, und selbst an lebenden Eiern habe ich die zwei Kugeln, als welche das Archoplasma kurz vor der Teilung sich darstellt, mit Sicherheit konstatieren können. Diese Thatsachen berechtigen uns zu dem Schluß, daß die Pikrin-Essigsäure, wenn sie auch alle übrigen Strukturen der Zellsubstanz zerstört, doch das Archoplasma unverändert bestehen läßt, und daß wir demnach den auf diese Weise erhaltenen Präparaten, die uns diese Substanz weitaus am klarsten und als einen spezifischen Zellbestandteil erkennen lassen, so weit vertrauen dürfen, um die daran sichtbaren Strukturen wenigstens in der Hauptsache dem lebenden Zustand gleichsetzen zu können.

Vor der Ausbildung der zweiten Perivitellinschicht war an keinem meiner Eier jene oben beschriebene Verquellung der Zell-

substanz, welcher das Archoplasma allein Widerstand leistet, eingetreten, und somit an diesen Präparaten kein direkter Anhaltspunkt gegeben, um diese Substanz von den anderen Zellbestandteilen unterscheiden zu können. Erst nach der Ausscheidung der zweiten Perivitellinhülle, also zwischen der Abtrennung des ersten und zweiten Richtungskörpers, kann die Reaktion eintreten. Auf diesem Stadium nun finden wir das Archoplasma als einen dichten kugeligen Hof um das im Centrum des Eies gelegene Spermatozoon (Fig. 10 und 11, Taf. I, Fig. 26, Taf. II). Es stellt sich an den beweisenden Präparaten als eine beträchtliche Ansammlung einer gleichmäßig körnigen Substanz dar, die nach außen ziemlich scharf abgegrenzt ist, während die übrige Zellsubstanz vollkommen homogen erscheint. Dieser Hof verdichteter Substanz um das Spermatozoon ist auch an den mit anderen Reagentien fixierten Eiern mit Leichtigkeit nachzuweisen; an vielen Zeichnungen in van Beneden's Abhandlung (3) Taf. XVII, XVIII, XVIII[bis]) und manchen Abbildungen Carnoy's (4), z. B. in Fig. 87 (Taf. IV), ist derselbe deutlich zu erkennen, und nachdem wir einmal wissen, daß er einer spezifischen Substanz der Zelle seine Existenz verdankt, läßt sich deren Vorhandensein auch in jenen früheren Stadien der Eireifung, wo die Pikrin-Essigsäure eine Isolierung noch nicht bewirkt, mit Sicherheit konstatieren. Schon während der Bildung des ersten Richtungskörpers finden wir das Archoplasma, wenn auch weniger verdichtet und nach außen allmählich sich verlierend, um das Spermatozoon angehäuft; noch früher dagegen läßt sich seine Existenz nicht nachweisen, womit dieselbe jedoch durchaus nicht in Abrede gestellt werden darf. Die optischen Eigenschaften dieser Substanz sind eben so wenig charakteristisch, daß dieselbe unter den anderen Strukturen der Zelle nur in dichter Häufung hervortreten kann.

Beachtenswert ist die Lagebeziehung, welche das Archoplasma während der Reifungsperiode des Eies bis zur Abtrennung des zweiten Richtungskörpers zum Spermatozoon aufweist. Wenn dieselbe nach meinen Präparaten auch darin ihre Erklärung finden kann, daß beide unabhängig voneinander eine zentrale Lage im Ei einzunehmen bestrebt sind, so kann doch die Anhäufung des Archoplasmas um den Samenkörper als Zentrum auch durch Attraktion des letzteren auf jene Substanz bedingt sein. Diese zweite Erklärung erscheint sogar als die einzig mögliche nach einer Zeichnung van Beneden's (Taf. XVIII, Fig. 6) und einer solchen Carnoy's (Taf. IV, Fig. 85), wo das Spermatozoon im Ei stark

exzentrisch liegt, gleichwohl aber den Mittelpunkt der Archoplasmakugel einnimmt. Ein solcher Einfluß des Spermatozoons oder eines Bestandteils desselben auf die Zellsubstanz des Eies erinnert an die Strahlung, welche der Spermakopf in anderen Eiern um sich erzeugt, und ich werde unten zu zeigen versuchen, daß zwischen beiden Erscheinungen höchst wahrscheinlich eine fundamentale Übereinstimmung besteht.

Nachdem der zweite Richtungskörper abgetrennt worden ist und die männlichen und weiblichen Chromatinelemente Kernbläschen um sich zu erzeugen beginnen, verliert das Spermatozoon die Beziehung, in der es bisher zu der Archoplasmakugel gestanden hat, sehr rasch. Wir haben oben gesehen, daß dasselbe um diese Zeit das Zentrum des Eies stets verläßt und mehr oder weniger weit gegen die Oberfläche emporsteigt. Bei dieser Wanderung nimmt es den Archoplasmahof nicht mit sich, sondern verläßt auch diesen. Man kann von einem Ei zum andern verfolgen, wie es der Oberfläche der Kugel immer näher rückt, bis es derselben schließlich nur äußerlich noch anliegt (Fig. 27 und 28 Taf. II).

Von diesem Moment an bis zu jenem Stadium, wo in den beiden Geschlechtskernen die ersten Anfänge der Knäuelbildung sich nachweisen lassen, liefern Eier, die die gleiche Phase der Kernmetamorphose repräsentieren, von der Anordnung des Archoplasmas sehr verschiedene Bilder. Ich habe Präparate mit allen Stadien der Kernausbildung gesehen, in denen die körnige Kugel, die wir während der Eireifung konstatieren konnten, ungefähr in der Mitte des Eies in gleicher Weise fortbesteht, nur mit dem Unterschied, daß sie das Spermatozoon nicht mehr in sich birgt. Solche Bilder sind in Fig. 27—29 wiedergegeben. In Fig. 27 sehen wir die beiden Geschlechtskerne noch auf einem sehr frühen Stadium: die chromatischen Elemente haben eben erst begonnen, Fortsätze zur Bildung des Kerngerüsts auszutreiben; in Fig. 29a haben die Kerne ihre definitive Größe annähernd erreicht und sind einander bis zur Berührung genähert; die chromatische Substanz ist in Form eines gleichmäßigen Retikulums an der Membran ausgebreitet. Fig. 29b stellt das gleiche Ei um etwa 90° gegen a gedreht dar. In den drei gezeichneten Eiern hat das Archoplasma seine frühere Form und Lage nahezu bewahrt und ist gegen die übrige Zellsubstanz scharf abgegrenzt.

In dem Ei, nach dem die Fig. 29 gezeichnet ist, konnte ich annähernd im Zentrum der Archoplasmakugel, dicht benachbart und, wie mir schien, durch ein feines Fädchen verbunden, zwei

matte Körperchen erkennen, die sich durch ihre Größe von den anderen Körnern deutlich unterscheiden. In a sind beide sichtbar, in b wird das eine vom andern verdeckt. Irgend ein besonderes Charakteristikum dieser Gebilde oder ihrer nächsten Umgebung, wie wir es später für die „Zentralkörperchen" des Archoplasmas konstatieren können, ließ sich in diesem Ei nicht nachweisen, und ich lasse deshalb die Möglichkeit offen, daß die beiden Körperchen als rein zufällige Strukturen völlig bedeutungslos sind. In den Eiern der Fig. 27 und 28 konnte ich solche zentrale Körperchen nicht auffinden.

An das Ei der Fig. 29 schließt sich das in Fig. 33 gezeichnete an, dessen Kerne in den Anfängen der Knäuelphase sich befinden. Bevor wir jedoch dieses Präparat näher ins Auge fassen, mögen jene anderen in meinem Material weit zahlreicher vertretenen Eier betrachtet werden, in denen, von dem Moment an, wo das Spermatozoon gegen die Eioberfläche emporsteigt, das Verhalten des Archoplasmas von dem soeben beschriebenen sehr wesentlich abweicht. Während diese Substanz bis zu dem genannten Zeitpunkt ein gleichmäßig dichtes Gefüge besitzt und so einen relativ kompakten Körper darstellt, der in den bisher besprochenen Eiern auch in der Folge unverändert fortbesteht, breitet sie sich in der großen Mehrzahl meiner Präparate zur Zeit der Entstehung von Ei- und Spermakern in dem ganzen Eikörper aus. Diese Expansion des Archoplasmas ist eine derartige, daß man dasselbe an jenen Präparaten, in denen auch die anderen Zellstrukturen sich erhalten haben, gar nicht mehr nachweisen kann. Es macht mir den Eindruck, als bewege sich die körnige Substanz bei dieser Wanderung gegen die Peripherie an dem Gerüstwerk der Zellsubstanz entlang; wenigstens erscheint dieses Gerüst, welches vorher aus feinen homogenen Fädchen bestand, jetzt viel dickbalkiger und granuliert, und in jenen Eiern, in denen das Retikulum zerstört ist, zeigen die körnigen Züge, welche das Archoplasma repräsentieren, einen entsprechend netzartigen Verlauf. Dieses Stadium gleichmäßiger Verteilung des Archoplasmas im ganzen Eikörper ist in Fig. 30 dargestellt. Von langer Dauer ist dieser Zustand nicht. Schon in dem Ei der Fig. 31, wo die beiden Kerne nur wenig an Größe zugenommen haben, sehen wir die körnige Substanz wieder in Kontraktion gegen die Eimitte hin begriffen. Dieser Prozeß ist in meinem Vortrag (10) gemeint, wo es heißt: „Schon zur Zeit der Ausbildung von Ei- und Spermakern zieht sich das körnig-retikulierte Protoplasma (im engeren

Sinn) gegen das Zentrum des Eies zurück, zunächst noch vielfach von Vakuolen durchsetzt und gegen das Deutoplasma ohne scharfe Begrenzung." Ich hatte damals die Identität dieser Substanz mit dem Hof, der während der Eireifung um das Spermatozoon sich findet, und die Kontinuität zwischen beiden noch nicht erkannt, und die oben besprochenen Präparate, wo diese kugelige Anhäufung bis zur vollen Ausbildung der Geschlechtskerne unverändert fortbesteht, waren mir noch nicht aufgefallen.

In Fig. 32 sehen wir den Retraktionsprozeß weiter fortgeschritten. Das Ei dieser Figur entspricht hinsichtlich der Kernausbildung dem in Fig. 29 gezeichneten. Das Archoplasma ist in der Peripherie noch sehr unregelmäßig vakuolisiert, in der Mitte dagegen besteht in nicht unbeträchtlicher Ausdehnung bereits eine dichtere Anhäufung, und in dieser findet sich, von einem hellen Hof umgeben und durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen vor der Umgebung ausgezeichnet, ein kleines kugeliges Körperchen, das ich mit VAN BENEDEN und NEYT als „Zentralkörperchen" oder als „Centrosoma" bezeichne.

Eier etwas späterer Stadien, in denen das chromatische Gerüst der Kerne in den Knäuel sich umzuwandeln beginnt, zeigen das Archoplasma wieder annähernd zur kompakten Kugel kontrahiert und sind demnach von jenen anderen Eiern, die diese Form gar nicht aufgegeben haben, auf diesem Entwicklungsstadium nicht mehr zu unterscheiden, wie denn überhaupt von jetzt an alle meine Präparate gleichalteriger Eier genau die gleiche Anordnung des Archoplasmas erkennen lassen. In Eiern, deren Kerne einen feinfädigen Knäuel enthalten, konnte ich an Stelle des einen Zentralkörperchens deren zwei beobachten, mit den nämlichen Charakteren, die wir von jenem kennen gelernt haben. Das Präparat, in dem ich sie am nächsten benachbart fand, ist in Fig. 33 dargestellt. Zwischen beiden Körperchen schien mir in dem Archoplasma eine von Körnchen freie lichtere Verbindungsstraße hinzuziehen, die für eine Entstehung der beiden Centrosomen aus einem einzigen spräche. Es kann dies jedoch eine rein zufällige Struktur sein, die nur durch die beiderseitige Begrenzung als etwas Besonderes hervortritt. Ich betone dies, weil ich gerade beim Studium dieser Verhältnisse mich überzeugt habe, wie außerordentlich leicht man, wenn es sich um so feine Strukturen handelt, in ein Präparat das Gewünschte oder Erwartete hineinsieht. Es muß also nach meinen bisherigen Beobachtungen, wenn auch sehr wahrscheinlich, so doch unentschieden bleiben, ob die beiden Centrosomen aus

dem einen durch Teilung entstehen, ja ich möchte nicht einmal mit voller Bestimmtheit behaupten, daß vorher nur ein einziges vorhanden war; das andere könnte mir trotz sorgfältigster Beobachtung doch möglicherweise entgangen sein. Ein Blick auf die bisher beschriebenen Abbildungen läßt den mit derartigen Untersuchungen vertrauten Forscher wohl ermessen, wie sehr die Analyse der Archoplasmastruktur durch die beiden Geschlechtskerne, denen diese Substanz stets dicht angeschmiegt ist, erschwert wird; und doch sind die gezeichneten Präparate unter einer sehr großen Anzahl als besonders günstige ausgewählt. Andere Eier kann man nach allen Richtungen drehen, ohne ein klares Bild des Archoplasmas zu erhalten. Die kleinen Centrosomen können unter so ungünstigen Umständen leicht übersehen werden, um so mehr, als es ja doch nur ihre Umgebung, d. h. der helle Hof, der sie von der granulierten Substanz trennt, ist, wodurch sie als etwas Spezifisches hervortreten. Darf man annehmen, daß dieser Hof in noch früheren Stadien, als es das durch Fig. 32 repräsentierte ist, fehlt, so können die Centrosomen, bez. ein solches Körperchen schon lange vorhanden sein, ohne daß der Nachweis desselben möglich wäre.

Haben wir uns bis jetzt nicht nur hinsichtlich der Herkunft der beiden Zentralkörperchen, sondern auch wegen der verschiedenen Bilder, welche gleichalterige Eier von der Anordnung des Archoplasmas geben, auf einem etwas unsicheren Boden bewegt, so können wir von jetzt an die Schicksale dieser Substanz und ihrer Zentren mit voller Klarheit verfolgen.

Diese weiteren Umbildungen lassen sich mit kurzen Worten dahin zusammenfassen, daß sich die beiden Centrosomen immer mehr voneinander entfernen, wobei das Archoplasma, in gleicher Richtung sich streckend, zuerst Ei-, dann Hantelform annimmt und sich schließlich zu zwei gleich großen Kugeln, jede mit einem Centrosoma im Mittelpunkt, durchschnürt. Dieser Prozeß ist in Fig. 33—38 dargestellt. In der oben besprochenen Fig. 33, wo die beiden Centrosomen sehr nahe beieinander liegen, besitzt das Archoplasma noch ungefähr Kugelgestalt. Die nächste Figur (34), deren Kerne bereits einen gut ausgebildeten Knäuel erkennen lassen, zeigt den Abstand zwischen den beiden Körperchen gewachsen; das Archoplasma hat, von den kleinen Unregelmäßigkeiten seiner Oberfläche abgesehen, die Gestalt eines langgestreckten Ellipsoids angenommen, dessen Achse mit der Verbindungslinie der beiden Centrosomen zusammenfällt. Denkt man sich senkrecht zu dieser

Geraden in der Mitte zwischen den beiden Körperchen eine Ebene gelegt, so teilt diese das Archoplasma in zwei gleich große Hälften. In Fig. 35, deren Kerne bereits zwei getrennte, aber noch ziemlich lange Chromatinfäden enthalten, ist die Entfernung zwischen den beiden Zentralkörperchen abermals größer geworden und um jedes derselben als Zentrum ist die Hälfte der körnigen Substanz zu einer Kugel abgerundet, die mit der anderen Hälfte noch in großer Ausdehnung zusammenhängt. Indem der Abstand der beiden Centrosomen noch mehr zunimmt, wird diese Verbindungs- oder Berührungsstelle allmählich immer kleiner (Fig. 36), bis schließlich die beiden Kugeln vollkommen auseinanderweichen, und eine nach und nach breiter werdende Schicht homogener Zellsubstanz sich zwischen dieselben einschiebt (Fig. 37 und 38). Mit der Trennung der beiden Archoplasmakugeln geht die Auflösung der Geschlechtskerne parallel; in Fig. 37 ist ein heller Hof um jedes der beiden Schleifenpaare als letzte Spur des Kernbläschens noch zu erkennen, in Fig. 38 sehen wir die vier Elemente direkt in die Zellsubstanz eingebettet.

Bemerkenswert ist die Veränderung, welche die beiden Centrosomen während der letzten Stadien erlitten haben. Schon in dem Ei der Fig. 36 sind dieselben stark aufgequollen, haben dabei an Lichtbrechungsvermögen beträchtlich verloren und lassen nun in ihrem Zentrum noch ein kleines dichteres Korn entdecken. Die gleiche Anordnung zeigen die beiden folgenden Figuren; nur haben hier die beiden Körperchen noch mehr an Größe zugenommen. Ihre Begrenzung gegen den hellen Hof, der sie von dem umgebenden Archoplasma trennt, ist in manchen Präparaten sehr schwer nachzuweisen, wogegen sie sich in anderen mit voller Sicherheit feststellen läßt.

Die Lagebeziehungen zwischen Archoplasma und Centrosomen, die wir im Vorstehenden in verschiedenen Stadien kennen gelernt haben, involvieren einen dynamischen Zusammenhang zwischen beiderlei Bildungen, der sich ganz allgemein etwa folgendermaßen formulieren läßt: *Das Centrosoma übt auf das in der Zelle enthaltene Archoplasma eine Attraktion aus derart, daß es, um sich selbst als Zentrum, diese Substanz zu einer dichten körnigen Kugel kontrahiert.*

Nach diesem Satz ist die Teilung der ursprünglich einheitlichen Archoplasmamasse in zwei Kugeln die einfache Folge des Vorhandenseins und Auseinanderrückens zweier gleich stark

wirkender Centrosomen. Wären drei solche Körperchen vorhanden, so müßte sich das Archoplasma in drei Kugeln spalten. Solange die beiden Centrosomen einander dicht benachbart sind, fallen ihre Wirkungssphären zum größten Teil zusammen und bedingen im Archoplasma nur eine geringe Abweichung von der Kugelgestalt. Je mehr sie sich voneinander entfernen, um so kleiner wird der gemeinsame Bereich der beiden Sphären, um so schärfer die Einschnürung des Archoplasmas zur Bildung zweier kugeliger Hälften, bis diese sich endlich vollkommen voneinander loslösen.

Der obige Satz, den wir aus diesem Entwickelungsgang gewonnen haben, gestattet uns zugleich einen Rückschluß auf frühere Zustände. Wenn wir sehen, daß die Existenz zweier Archoplasmakugeln dadurch bedingt ist, daß zwei körperliche Zentren vorhanden sind, welche jene Substanz beherrschen, so dürfen wir mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß das Bestehen einer einzigen Archoplasmakugel in der Zelle die Folge eines einzigen solchen Zentrums ist. Wenn wir also während der Reifungsperiode des Eies und in manchen Präparaten bis zur vollen Ausbildung der beiden Geschlechtskerne (Fig. 26—29) nur e i n e Kugel jener körnigen Substanz konstatieren konnten, so dürfen wir in dieser, auch ohne daß uns der optische Nachweis sicher gelungen ist, mit großer Wahrscheinlichkeit ein einheitliches Zentralkörperchen annehmen. Unter dieser Voraussetzung könnten die ersten Stadien der in diesem Abschnitt dargelegten Entwickelung des Archoplasmas folgende Interpretation finden: Da diese Substanz während der Eireifung als Kugel um das Spermatozoon zusammengezogen ist, so muß in diesem Körper ein Centrosoma vorhanden sein. Da das Samenkörperchen nach der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers die Archoplasmakugel verläßt, ohne daß diese, wenigstens in manchen Eiern, zu bestehen aufhört, so folgt daraus, daß dieses Centrosoma sich von dem Spermatozoon trennt, selbst seine Lage beibehält, während jenes aus der Kugel ausgestoßen wird. Die späteren zwei Zentralkörperchen aber wären, wie oben schon vermutet, aus diesem einen durch Teilung entstanden. Mit kurzen Worten: die Verhältnisse, die wir in den einzelnen Stadien kennen gelernt haben, machen es wahrscheinlich, daß das Spermatozoon ein Centrosoma ins Ei einführt und daß dieses durch Teilung in zwei zerfällt. Da diese zwei Körperchen, wie wir später sehen werden, die Furchung veranlassen, so wäre damit die Abhängigkeit der Teilungsfähigkeit des Ascarideneies von der Anwesenheit des Spermatozoons erklärt.

Zum Schluß haben wir uns noch mit der Frage zu beschäftigen, ob zwischen dem Archoplasma und seinen Zentralkörperchen einerseits und den beiden Geschlechtskernen andererseits Beziehungen irgend welcher Art sich ermitteln lassen. Eine Prüfung dieser Frage an meinen Präparaten führt mit voller Sicherheit zu dem Ergebnis, daß bis zu dem Punkt, an dem wir Halt gemacht haben, d. h. bis zur Auflösung der Kerne, weder irgend ein morphologischer Zusammenhang, noch die geringste Spur einer Gesetzmäßigkeit der gegenseitigen Lage zwischen den Kernen und den beschriebenen Strukturen der Zellsubstanz besteht. Nachdem die Archoplasmakugel das Spermatozoon ausgestoßen hat, und solange dieselbe entweder in gleicher Form fortbesteht oder den oben beschriebenen Expansions- und Retraktionsprozeß durchmacht, ist eine bestimmte Beziehung derselben zu den Kernen nach den Erfahrungen, die wir im vorigen Abschnitt über der letzteren äußerst wechselnde Lage im Ei gemacht haben, von vornherein ausgeschlossen. Die Archoplasmaansammlung liegt im allgemeinen möglichst im Zentrum des Eies, die Kerne sind ihr in der Regel, besonders in späteren Stadien, enge angeschmiegt (Fig. 29), können aber auch, wie der Eikern in Fig. 28, einen beträchtlichen Abstand von derselben innehalten. Sie liegen bald auf entgegengesetzten Seiten der Kugel (Fig. 27), bald einander dicht benachbart (Fig. 29). Wenn zwei Kugeln entstanden sind, oder schon während deren Bildung, wäre eine dreifache Beziehung derselben zu den Kernen denkbar:

1. Die eine Kugel könnte dem Eikern, die andere dem Spermakern angelagert sein. Wenn diese Anordnung auch in der That in manchen Präparaten sich beobachten läßt (Fig. 36), so lehren doch andere Eier, daß dieselbe eine durchaus zufällige und bedeutungslose ist. So sehen wir z. B. in Fig. 48 (Taf. III) beide Kugeln mit dem einen Kern in Kontakt, während der andere gar keine Berührung mit dem Archoplasma unterhält, in Fig. 49 finden wir umgekehrt die eine Tochterkugel beiden Kernen angeschmiegt, während die andere ringsum von homogener Zellsubstanz umgeben ist.

2. Die Verbindungslinie der beiden Centrosomen könnte zur Verbindungslinie der beiden Kernmittelpunkte eine bestimmte Stellung einnehmen. Eine Vergleichung der einzelnen Präparate schließt auch diese Annahme aus. Die beiden genannten Geraden können annähernd zusammenfallen (Fig. 50, Taf. III), sie können einander parallel laufen (Fig. 36) oder sich unter einem beliebigen Winkel kreuzen

(Fig. 35). Sind im letzteren Falle beide so orientiert, daß sie auf der optischen Achse des Mikroskops senkrecht stehen, so können sie sich, auf eine Ebene projiziert gedacht, — um nur die extremsten Fälle zu nennen — gegenseitig halbieren oder auch vollkommen auseinanderfallen.

3. Auf den vorgerückteren Stadien könnten die beiden Schleifen eines jeden Kernes in bestimmter Weise zu den Kugeln oder deren Zentren orientiert sein. Auch eine derartige Beziehung hat nicht statt, wie im Grunde schon aus der im vorigen Abschnitt betonten vollkommenen Regellosigkeit in der gegenseitigen Anordnung der aus jedem Kern hervorgehenden Elemente sich ergiebt.

Es bliebe also nach meinen Präparaten nur noch das zeitliche Zusammentreffen bestimmter Phasen der Kernmetamorphose mit den einzelnen Stadien der Archoplasmaumwandlung übrig, worauf man, nach dem Satze: cum hoc, ergo propter hoc, eine dynamische Beziehung zwischen beiden Vorgängen gründen könnte. Allein wenn es schon schwer einzusehen wäre, wie die Teilung eines Organs der Zellsubstanz die Umwandlung des chromatischen Kernretikulums in zwei Fäden zur Folge haben könne, und umgekehrt, so werden wir überdies sofort durch eine Vergleichung meiner Befunde mit denen von van Beneden und Neyt erfahren, daß nicht einmal diese zeitlichen Beziehungen immer die gleichen sind.

Der früheste Zustand, den die beiden genannten Forscher (14) von der Entwickelung des Archoplasmas abbilden und überhaupt wahrgenommen haben, ist der in meiner Fig. 35 dargestellte, wo diese Substanz in Form zweier einander berührender Kugeln (sphères attractives), jede mit ihrem Zentralkörperchen, vorliegt. Allein die Folgerung, die man nach meiner Schilderung und meinen Abbildungen hieraus ziehen könnte: daß van Beneden und Neyt die Existenz des Archoplasmas erst während der Knäuelphase der Kerne konstatiert hätten, trifft nicht zu. Vielmehr konnten die beiden Autoren die Form der sich berührenden Kugeln bereits in Eiern nachweisen, die hinsichlich ihrer Kernentwickelung meiner Fig. 28, vielleicht sogar der Fig. 27 entsprechen, auf einem Stadium also, wo in meinen Präparaten noch eine einfache Kugel besteht oder das Archoplasma mehr oder weniger gleichmäßig im ganzen Eikörper ausgebreitet ist. Aus diesen sehr beträchtlichen Differenzen ergiebt sich, daß die Umbildungsphasen dieser Substanz durchaus nicht stets mit den gleichen Stadien der Kernmetamorphose verbunden zu sein brauchen.

Die Entstehung der beiden Kugeln haben van Beneden und Neyt nicht ermitteln können. Die genetische Beziehung derselben zu der kugeligen Körnchenanhäufung, die während der Eireifung um das Spermatozoon besteht, ist ihnen entgangen. Der Satz: „Les deux sphères apparaissent simultanément" (pag. 57) läßt sich ja auch nach meinen Präparaten insofern vertreten, als irgend zwei Stücke, die durch Teilung eines einzigen entstehen, „gleichzeitig auftreten". Dem Nachsatz dagegen: „Si parfois on croit n'en voir qu'une, cela dépend de la position des deux organes relativement à l'observateur" muß ich mit Bestimmtheit widersprechen. Daß in einem gewissen Stadium, mag dies nun früher oder später sein, eine einzige Kugel vorhanden ist, daran kann nach meinen Befunden (Fig. 27—29) kein Zweifel bestehen. Die Annahme eines Beobachtungsfehlers kann angesichts der Fig. 29 a, b nicht aufrecht erhalten werden. Diese zwei Ansichten des gleichen Eies, um etwa 90° gegeneinander verschoben, schließen den Verdacht, daß zwei einander deckende Kugeln vorhanden wären, absolut aus.

van Beneden und Neyt neigen zu der Ansicht (pag. 60), daß die beiden Archoplasmakugeln aus der zweiten Richtungsspindel sich ableiten, und stützen sich dabei auf gewisse Bilder, wo dieselben in der Nachbarschaft des entstehenden Eikerns sich finden. Ein solches Präparat ist in ihrer Fig. 1 (Taf. I) dargestellt. Ich kann nach meinen Resultaten diese Beziehung zum Eikern nur für eine rein zufällige und ganz bedeutungslose halten. Ich habe viel Mühe darauf verwandt, zu ermitteln, was aus dem achromatischen Anteil der zweiten Richtungsfigur wird, und kann nur sagen, daß derselbe vollständig verschwindet. Schon zur Zeit, wo der zweite Richtungskörper noch nicht abgetrennt ist und die beiden Tochterplatten an den Enden der faserigen Figur liegen, muß, dem Volumen dieses Körpers nach zu urteilen, von der ursprünglichen Substanz der Spindel ein großer Teil aufgelöst sein. Die Verbindungsfasern selbst verschwinden nach der Abtrennung des Richtungskörpers allmählich, ohne eine sichtbare Spur zu hinterlassen. Es ist möglich, daß die achromatische Substanz der Richtungsfigur in Körner zerfällt, welche der zentralen Archoplasmaansammlung sich anschließen und sich so an der Bildung der beiden Kugeln beteiligen. Die Resistenz der Spindelstruktur gegen die Pikrin-Essigsäure bei deren oben auseinandergesetzter charakteristischer Einwirkung läßt wenigstens die Annahme zu, daß diese Figur aus Archoplasma besteht.

Einen direkten Übergang derselben in die beiden Kugeln halte ich dagegen für vollkommen ausgeschlossen.

Es läßt sich leicht verstehen, von welchen Gesichtspunkten van Beneden und Neyt geleitet werden, wenn sie sich für eine Ableitung der Archoplasmakugeln aus der zweiten Richtungsfigur aussprechen. Wir werden unten erfahren, daß in den beiden primären Furchungszellen auf einem gewissen Stadium genau die gleiche Anordnung des Archoplasmas zu zwei Kugeln besteht, die wir im Ei kennen gelernt haben. Dort läßt sich nun mit voller Klarheit verfolgen, wie diese zwei Organe aus den achromatischen Bestandteilen der ersten Furchungsspindel hervorgehen, indem das Polkörperchen (Centrosoma) durch Teilung die beiden Zentralkörperchen liefert, während die Spindelfasern und Polradien die körnige Archoplasmastruktur, von der sie nur eine Modifikation darstellen, annehmen und sich zu zwei Kugeln um jene Zentren gruppieren. Es ist also gewiß das Nächstliegende, für die vollkommen gleiche Struktur der Mutterzelle auch die gleiche Entstehungsweise vorauszusetzen und somit die beiden Kugeln, die sich im Ei erkennen lassen, gleichfalls aus der vorhergehenden karyokinetischen Figur, d. i. eben aus der zweiten Richtungsspindel abzuleiten.

Allein wir stehen hier vor der auffallenden Thatsache, daß die beiden auf einander folgenden Teilungsfiguren des Eies: zweite Richtungsspindel und erste Furchungsspindel, hinsichtlich der Konstitution und Entstehung ihrer achromatischen Bestandteile ganz heterogene Dinge sind, die sich einander durchaus nicht gleichsetzen lassen. Um nur die wesentlichsten Unterschiede anzuführen, so besitzt die Furchungsspindel zwei deutlich erkennbare spezifische Polkörperchen, von denen einerseits die Spindelfasern, andererseits die Polfäden radienartig ausstrahlen; die Figur geht nicht aus Bestandteilen des Kerns hervor, sondern baut sich aus zwei getrennten Körpern der Zellsubstanz, den Archoplasmakugeln, auf. Die zweite Richtungsspindel und in gleicher Weise die erste zeigen einen völlig anderen Bau und eine andere Entstehung. Die Spindel endigt jederseits nicht in spezifischen Kügelchen, den Polkörperchen, sondern meist mit breiten Platten, die nur als eine etwas differente Rindenschicht des faserigen achromatischen Körpers zu betrachten sind. Eine Protoplasmastrahlung, wie sie sonst von den karyokinetischen Figuren bekannt ist, fehlt vollkommen. Die Spindel bildet sich aus einem einfachen körnig-retikulierten Körper, der das Keimbläschen ausfüllt und in den die chromatischen Ele-

mente von Anfang an eingebettet sind. Es läßt sich also vorderhand gar nicht absehen, inwieweit die achromatischen Bestandteile beider Figuren einander gleichwertig sind. Umgekehrt aber kann man mit voller Bestimmtheit behaupten, daß die im Ei verbleibenden Reste der zweiten Richtungsspindel unmöglich in gleicher Weise an der Bildung der ersten Furchungsspindel beteiligt sein können, wie die Hälften der letzteren an dem Aufbau der beiden folgenden Teilungsfiguren.

Über die gegenseitige Lage zwischen den Kernen und den beiden Kugeln sind van Beneden und Neyt zu Resultaten gelangt, die zum Teil von den meinigen abweichen. Während die beiden Forscher in den frühen Stadien eine große Variabilität in dieser Beziehung zugeben, konstatieren sie zur Zeit, wo in jedem Kern ein dicker Chromatinfaden vorhanden ist, eine ganz bestimmte Lagerung der Kugeln zu den Kernen (pag. 57). Die letzteren sind einander bis zur Berührung genähert, und die beiden miteinander verbundenen Archoplasmakugeln schmiegen sich in den Winkel zwischen den Kernen hinein, derart, daß die Verbindungslinie ihrer Zentralkörperchen auf der Verbindungslinie der Kernmittelpunkte senkrecht steht. Daß diese Anordnung, wenn sie auch gewiß als die zweckmäßigste Vorbereitung zur Bildung der Spindel bezeichnet werden muß, nicht konstant ist, lehrt ein Blick auf meine Abbildungen. Damit werden zugleich die Betrachtungen hinfällig, welche van Beneden und Neyt (pag. 58, 59), auf jenes Verhalten sich beziehend, über die Symmetrieverhältnisse des Eies entwickeln.

Indem ich eine Besprechung der feineren Struktur der Archoplasmakugeln auf den nächsten Abschnitt verschiebe, führe ich hier noch die Angaben der belgischen Forscher über die Centrosomen an. Jedes dieser Körperchen soll aus einem Häufchen sehr kleiner Körner bestehen und von einem hellen Hof umgeben sein, den die beiden Autoren als Markschicht (zone médullaire) von der körnigen Rindenschicht der Kugel (zone corticale) unterscheiden. Die Markschicht wird von spärlichen radialen Fädchen durchzogen, die sich an das Zentralkörperchen ansetzen. Von der Quellung dieser letzteren, die ich während der Knäuelphase beobachten konnte, wird nichts berichtet. Ob das Körperchen, welches z. B. in Fig. 5 (Taf. I) das Zentrum der Kugel einnimmt, dem ganzen aufgequollenen Centrosoma meiner Fig. 38 entspricht oder nur dem centralen Korn desselben, lasse ich dahingestellt sein. Von den radialen Fädchen, die bei van Beneden und Neyt

unmittelbar von dem Zentralkörperchen ausgehen, ist an meinen Präparaten nichts zu sehen.

V. Die Entstehung und Teilung der ersten Furchungsspindel.

In den beiden vorigen Abschnitten haben wir einerseits die Metamorphose der beiden Geschlechtskerne von deren Entstehung bis zur Auflösung, andererseits die Umbildungen des Archoplasmas während der gleichen Periode betrachtet und wir konnten die beiderlei Bildungen vollkommen getrennt besprechen, da dieselben, wie wir im letzten Abschnitt gesehen haben, jede ihren eigenen Weg gehend, einander vollständig ignorieren. Dieser Mangel jeglicher Beziehung zwischen beiden Organen dauert jedoch nur bis zu dem Punkt, an dem wir das Ei in seiner Entwickelung verlassen haben; von hier an sind die Schicksale von Archoplasma und Chromatin aufs engste miteinander verbunden, Strukturveränderungen des einen, Bewegungen des anderen erscheinen im Verhältnis von Ursache und Wirkung und werden erst durch diese Verknüpfung verständlich.

Rufen wir uns den Zustand des Eies, bis zu dem wir die Entwickelung in den vorhergehenden Abschnitten verfolgt haben, noch einmal zurück, so finden wir das Archoplasma zu zwei vollkommen getrennten Kugeln, jede mit ihrem Centrosoma im Mittelpunkt, auseinandergerückt. In der Regel sind beide sehr nahe gegen die Eioberfläche emporgestiegen und liegen hier etwa um 70—90° voneinander entfernt. Doch ist diese oberflächliche Lage nicht konstant. Die vier Kernschleifen sind direkt in die Zellsubstanz eingebettet. Männliches und weibliches Schleifenpaar lassen sich fast stets deutlich auseinanderhalten; nur wenn die Kerne vor der Auflösung sehr dicht aneinandergeschmiegt waren, ist diese Scheidung erschwert oder ganz unmöglich. Die Lage der zwei Elemente eines Paares zueinander, die gegenseitige Lage beider Paare, der Ort, den dieselben im Ei einnehmen und ihre Stellung zu den Archoplasmakugeln: alle diese Beziehungen sind in hohem Maße variabel und ohne eine Spur von Gesetzmäßigkeit.

Die Initiative bei den nun folgenden Erscheinungen geht von den beiden Kugeln aus. Während wir bis zu dem erreichten Zeitpunkt die chromatische Substanz in selbständiger aktiver Be-

wegung fanden, indem kompakte, stäbchenförmige Körper sich rhizopodenartig in ein Retikulum umwandelten und dieses sich wieder in solide Körper kontrahierte, das Archoplasma dagegen nur durch die Ortsveränderung seiner Attraktionszentren in seinen Bewegungen beeinflußt schien, tritt jetzt das umgekehrte Verhalten ein: die kontrahierten chromatischen Elemente werden fortan nur passiv bewegt, und das Archoplasma tritt unter beträchtlicher Veränderung seiner Struktur in Thätigkeit.

Die ersten Anzeichen, daß die beiden Kugeln aktiv werden, geben sich darin zu erkennen, daß die einzelnen Körner einer jeden, die sich bisher in keiner besonderen Weise gruppieren ließen, nun eine deutlich radiäre Anordnung um ihr Centrosoma gewinnen. Diese strahlige Struktur ist in Fig. 39 zu erkennen. Analysiert man dieselbe näher, so ist es auffallend, daß die Körnchen oder Mikrosomen, aus denen sich die Radien zusammensetzen, in der Peripherie der Kugel kaum weniger dicht gelagert sind als in der Umgebung des Zentralkörperchens, daß also, wenn man sich durch die Figur eine Anzahl konzentrischer Kreise gelegt denkt, auf jeden solchen Kreis um so mehr Körner treffen, je größer derselbe ist. Dieses Verhalten ist selbstverständlich mit einer mathematisch radiären Anordnung nicht zu vereinigen, und so zeigt sich auch in der That, daß einzelne Radien, dem Zentrum bald näher, bald entfernter, sich unter sehr spitzem Winkel in zwei Äste spalten, die nun unter Umständen ihrerseits im weiteren Verlauf gleichfalls eine solche Verdoppelung erfahren können. Auch van Beneden und Neyt (14) haben diese Struktur erkannt, nur beschränken sie die Spaltung der Radien auf zwei bestimmte Kreise (pag. 53), was ich nicht bestätigen kann.

Zugleich mit dem Auftreten der strahligen Gruppierung der Mikrosomen verschwindet die frühere scharfe, wenn auch unregelmäßige Begrenzung der Kugel nach außen, indem einzelne Radien mehr oder weniger weit über den ursprünglichen Umfang hinausragen (Fig. 39); diese frei in der Zellsubstanz verlaufenden Strahlen erscheinen nun deutlich als Fädchen.

Die hiermit eingeleitete Ausbreitung der beiden Radiensysteme über den früheren Bereich der Kugeln hinaus, von der die Fig. 39 die ersten Anfänge erkennen läßt, sehen wir in den folgenden Figuren viel stärker ausgebildet. Rings um das Centrosoma besteht, wie früher, die radiäre Körnchenstruktur, in der Peripherie gehen diese körnigen Strahlen, bald näher, bald weiter vom Zentrum entfernt, in feine Fädchen von verschiedener Länge und

Stärke über. Auf diese Weise läßt die ganze um ein Centrosoma angeordnete Strahlenfigur zwei oft ziemlich scharf geschiedene Abschnitte unterscheiden: einen zentralen, ungefähr kugeligen, wie früher körnigen und, an diesen sich ansetzend, einen fädigen von sehr ungleicher Entwicklung. Man könnte glauben, es hätten sich unter der Einwirkung der beiden Zentren radiäre Fädchen aus der Zellsubstanz differenziert und seien an die ursprüngliche Archoplasmakugel gleichsam angeschossen. Allein es läßt sich mit Sicherheit der Nachweis führen, daß die Fäden nichts anderes sind als die umgewandelte Rindenschicht der früheren Kugel. In erster Linie ist es die Struktur der fädigen Radien, welche diese Art ihrer Entstehung wahrscheinlich macht. Die noch kurzen Fädchen der Fig. 39 zeigen sich von Strecke zu Strecke deutlich zu Körnchen ganz von der Art der Archoplasmamikrosomen angeschwollen. Verfolgt man einen solchen Faden zentralwärts, so ist die Grenze unmöglich anzugeben, wo er in den körnigen Radius der kompakten Kugel übergeht. Die beiden Abschnitte des Strahles sind höchstens dadurch voneinander zu unterscheiden, daß die Körnchen des peripheren Teiles kleiner sind und weiter voneinander abstehen als die des zentralen. Die gleiche Struktur lassen die kürzeren Radien der folgenden Figuren erkennen. Je länger ein Fädchen ist, um so schwächer treten im allgemeinen die Anschwellungen hervor und um so weiter sind sie voneinander entfernt; an den längsten Radien sind sie gar nicht mehr zu erkennen, das Fädchen erscheint vollkommen homogen und von gleichmäßiger Stärke. Weiterhin ist die von den radialen Fädchen umgebene Körnchenkugel kleiner als die ursprüngliche Archoplasmamasse und ihr Umfang tritt gegen jenen um so mehr zurück, je stärker das fädige Radiensystem entwickelt und je weiter dasselbe in der Zelle ausgebreitet ist (Fig. 39—44). Endlich tritt die im vorigen Satz ausgesprochene Korrelation zwischen der Mächtigkeit der körnigen und fädigen Radienabschnitte aufs deutlichste darin hervor, daß in jenem Kugelsektor, der die längsten und stärksten Fädchen in dichtester Häufung enthält (in der Richtung gegen die chromatischen Elemente), der körnige Abschnitt der Radien am stärksten reduziert ist (Fig. 40—43), ja schließlich so vollkommen, daß die Fädchen in diesem Bereich sich zentralwärts bis gegen den Hof, der das Centrosoma umgiebt, verfolgen lassen (Fig. 44a).

Nach diesen Thatsachen haben wir uns von der Entwicklung der fädigen Strahlen etwa folgendes Bild zu entwerfen. Die in

radialer Richtung aufeinanderfolgenden Mikrosomen der ursprünglichen Kugel treten miteinander durch feine Fibrillen in Verbindung, wodurch ein kontinuierlicher Faden entsteht, an dem jetzt die Körnchen als Anschwellungen imponieren. Die Verlängerung des Fadens geschieht dadurch, daß zuerst die peripher gelegenen Mikrosomen sich weiter voneinander entfernen, wobei der zwischen ihnen gelegene Fadenabschnitt an Länge entsprechend gewinnt, während die Körner selbst, auf deren Kosten dieses Wachstum sich vollzieht, immer mehr an Volumen abnehmen und schließlich vollkommen in den gleichmäßig starken Faden aufgehen. Je weiter ein Radius in die Zellsubstanz hinausreicht, um so mehr Mikrosomen werden zu seiner Bildung in Mitleidenschaft gezogen, ja selbst die zentralsten Körner können, wie wir gesehen haben, die fädige Metamorphose erfahren. Diese Umwandlung rosenkranzartiger Fäden in homogene dadurch, daß die Anschwellungen sich gleichmäßig über die Länge des Fadens ausbreiten, hat zum erstenmal van Beneden in seinem großen Werk über das Ascaridenei erkannt (Structure du protoplasme cellulaire, pag. 356).

Es wäre möglich, daß schon in der ruhenden Archoplasmakugel die benachbarten Mikrosomen durch Fibrillen miteinander verbunden sind und so nur die verdickten Knotenpunkte eines feinen Balkenwerks darstellen, welche Struktur van Beneden dem ganzen „Protoplasma" zuschreibt und welche er in der mit Neyt gemeinsamen Arbeit auch für die „sphères attractives" anzunehmen scheint. Nachweisbar ist jedoch ein solcher Zusammenhang an meinen Präparaten nicht, und ich glaube, daß die Entscheidung dieser Frage mit den gegenwärtigen optischen Hilfsmitteln überhaupt kaum möglich sein dürfte. Bei der dichten Häufung der Körnchen in der relativ kompakten Kugel wird der optische Schnitt, den man ins Auge faßt, durch die darüber und darunter gelegenen Elemente so stark beeinflußt, daß eine Analyse des zwischen den Mikrosomen gelegenen Raumes nicht auszuführen ist. Selbst nachdem die radiale Gruppierung der Körnchen deutlich hervortritt, ist in dem zentralen, kompakten Teil des Strahlensystems eine Verbindung der Körnchen durch Fibrillen mehr zu erraten als klar zu erkennen. Ich neige mich vorderhand zu der Ansicht, daß die einzelnen Archoplasmamikrosomen selbständige Gebilde, nicht Knotenpunkte eines einheitlichen Gerüstwerks sind, und daß dieselben erst zur Zeit der radiären Ausbreitung des Archoplasmas in der Zelle eine Verbindung miteinander eingehen, ohne dabei ihre Selbständigkeit aufzugeben.

Während der geschilderten Umwandlungen treten die beiden Archoplasmasysteme und die vier chromatischen Elemente des Eies miteinander in Beziehung und nehmen schließlich jene regelmäßige gegenseitige Gruppierung an, die das allgemein bekannte Bild der „Kernspindel" hervorruft. Diese durch das Zusammentreten der chromatischen und achromatischen Teile erzeugte einheitliche Figur hat in dem in Fig. 44 abgebildeten Ei ihre definitive Ausbildung erlangt. Die chromatischen Elemente sind zur Äquatorialplatte, dem „Aster" FLEMMING's, vereint, die Centrosomen der beiden Kugeln stellen die „Polkörperchen" der Spindel dar, die gegen die chromatischen Elemente ziehenden Archoplasmaradien bilden mit denen der anderen Seite die „Spindelfasern", die übrigen Strahlen endlich, welche von den beiden Kugeln ausgehen, repräsentieren die „Polsonnen".

Diese Anordnung, die wir in den Fig. 40—44 allmählich sich ausbilden sehen, ist die Folge der gleichartigen Wirksamkeit der beiden Archoplasmakugeln. Jeder dieser beiden Körper tritt durch einen Teil seiner nach allen Richtungen ausstrahlenden Fädchen mit jedem chromatischen Element in Verbindung und sucht dasselbe durch Kontraktion der daran festgehefteten Fibrillen möglichst nahe an sich heranzuziehen. Indem die beiden Kugeln diese Thätigkeit in gleicher Weise und mit gleicher Stärke ausüben, werden die vier Elemente so zwischen dieselben eingelagert, daß jede Schleife von beiden Centrosomen gleich weit absteht, d. h. sie werden zu einer ungefähr kreisrunden Platte vereint, die in ihrem Zentrum von der Verbindungslinie der beiden Centrosomen geschnitten wird und die auf dieser Geraden in der Mitte zwischen den beiden Zentralkörperchen senkrecht steht.

Den hiermit in den Hauptzügen skizzierten Prozeß der „Spindelbildung" wollen wir nun in den Einzelheiten seiner allmählichen Entwicklung verfolgen. Ehe wir aber die kombinierte Wirkung der beiden Archoplasmakugeln auf die chromatischen Elemente ins Auge fassen, ist es lehrreich, jene seltenen, fast als abnorm zu bezeichnenden Fälle zu betrachten, wo zunächst eine Kugel allein mit allen oder mit einem Teil der vier Schleifen in Verbindung tritt. In Eiern nämlich, in denen die eine Kugel allen vier Chromatinelementen oder dem einen Paar derselben von Anfang an sehr nahe liegt, während die andere von diesen Körpern, bez. diesem einen Paare weit absteht, kann die näher gelegene Kugel die ganze Wirkung, die sie allein auf die Elemente auszuüben vermag, ungestört zu Ende führen, bevor die entferntere

ihre Thätigkeit zu entfalten imstande ist. Eier, welche diese Bedingungen erfüllen, haben wir in Fig. 49 und 50 (Taf. III) kennen gelernt; aus ähnlichen Lageverhältnissen müssen die eigentümlichen karyokinetischen Bilder der Fig. 62 und 63 entstanden sein, die man als „Monasteren" bezeichnen kann. Die erstere dieser beiden Figuren, in der wir mit jeder Kugel zwei Schleifen verbunden sehen, entspricht als Folgestadium ungefähr der Fig. 50, während die letztere, wo alle vier Schleifen (eine davon, welche von der mittleren verdeckt wird, ist nicht gezeichnet) um die eine Kugel gruppiert sind, sich an Fig. 49 anschließt. Obgleich beide Figuren die Beziehungen zwischen den Schleifen und den Kugeln nicht in der Ausbildung, sondern in einer, wenn auch einseitigen, Vollendung zeigen, geben sie uns doch über die Wirkungsweise des Archoplasmas fast vollkommen Aufschluß.

Betrachten wir zuerst die Fig. 62, so sehen wir die beiden Kugeln in der oben beschriebenen Weise strahlig metamorphosiert und über einen beträchtlichen Bereich der Zelle ausgedehnt. Nach der verschiedenen Ausbildung der radialen Fädchen lassen sich in beiden Körpern zwei scharf gegeneinander abgesetzte Bezirke unterscheiden. Im weitaus größeren Teil jeder Kugel beobachten wir eine mäßige und ziemlich ungleichmäßige Entwicklung der Radien, derart, daß viele über den ursprünglichen Umfang der Kugel nur sehr wenig hinausragen und in ganzer Ausdehnung mit körnigen Anschwellungen ausgestattet sind, während dazwischen feinere homogene Fädchen von verschiedener Länge, bald isoliert, bald zu Bündeln vereint, weiter in die Zellsubstanz vorgedrungen sind. Ganz anders verhält sich jener kleine Kugelausschnitt, dessen Radien gegen die chromatischen Elemente sich richten. Hier sehen wir eine Gruppe gleich langer und gleich starker Fibrillen, welche sich bis an die Schleifen und nicht darüber hinaus verfolgen lassen, und in deren Bildung fast alle im gleichen Bereich gelegenen Mikrosomen eingegangen sind, so daß sich nur noch im Umkreis des Zentralkörperchens eine oder zwei Reihen derselben nachweisen lassen. Die beiden chromatischen Elemente, die zu jeder Kugel gehören, haben zu derselben eine ganz bestimmte Lagerung angenommen: sie sind mit allen ihren Abschnitten von dem Centrosoma gleich weit entfernt, und die Fläche, die durch diese Lage bestimmt ist, d. h. die alle Teile der beiden Kernfäden enthält, ist demnach eine Kugelschale, welche das Zentralkörperchen zum Mittelpunkt hat. Der Radius dieser Kugel ist etwa einundeinhalbmal so groß als der des früheren kom-

pakten Archoplasmakörpers. Daß in der Zeichnung die einzelnen Fadenabschnitte, besonders an der oberen Kugel, verschieden weit von dem Centrosoma abstehen, ist durch die Projektion der in verschiedener Höhe gelegenen Teile auf die Ebene des Papiers bedingt und also nur scheinbar.

Wir haben am Ende des zweiten Abschnitts erfahren, daß die chromatischen Elemente nach Auflösung der Kerne die Form von kurzen Bändern annehmen, welche, von der schmalen Seite gesehen, an den Enden keulenartig angeschwollen sind. Zwischen dieser Gestalt uud der Lagerung der Elemente zu den Centrosomen besteht eine ganz bestimmte Beziehung, derart, daß in jedem Abschnitt des Elements der Breitendurchmesser zu der Kugel radial, der Dickendurchmesser also tangential gerichtet ist. Diese Anordnung ist aus Fig. 62 deutlich zu ersehen. Die Archoplasmafibrillen, die gegen die Elemente hinziehen, setzen sich an die dem Centrosoma zugekehrte Schmalseite derselben fest. Die in a gegebene Ansicht des Eies gestattet diese Verbindung mit Sicherheit nachzuweisen. Verfolgt man ein Fädchen gegen die Peripherie, so geht es ohne Abgrenzung in das chromatische Band über, und sehr häufig ist diese Ansatzstelle dadurch markiert, daß sich das Chromatin eine kleine Strecke weit auf die Fibrille fortsetzt, wodurch das Element im Farbenbild auf der dem Centrosoma zugekehrten Seite einen gezähnelten Kontur erhält. Da die Elemente, wie aus Fig. 62 b zu erkennen ist, in der Fläche der oben charakterisierten Kugelschale sehr stark gekrümmt und geschlängelt sind, so muß man, um die einzelnen Abschnitte derselben bei der in a abgebildeten Ansicht des Eies, wo diese Krümmungen durch die Schattierung einigermaßen kenntlich sind, wahrzunehmen, bald höher, bald tiefer einstellen.

Verfolgt man in dieser Weise den Verlauf eines Elements vom einen Ende zum andern, so sind nur in dem Bereich, in welchem die Schleife deutlich ist, auch deutliche Fasern sichtbar, ein Verhalten, das in der Zeichnung dadurch angedeutet ist, daß die den höher gelegenen und dunkler schattierten Teilen der Schleife entsprechenden Fibrillen gleichfalls einen dunkleren Ton erhalten haben. Ein Querschnitt durch die gegen die chromatischen Elemente gerichteten Archoplasmastrahlen wiederholt also in verkleinertem Maßstabe alle Biegungen der Schleifen, und so läßt sich die Gesamtheit dieser Fädchen einem Jabot vergleichen, das an dem Centrosoma befestigt ist und dessen Saum von dem Chromatinband gebildet wird.

Die Verhältnisse, die wir in dem besprochenen Ei an beiden Archoplasmakugeln kennen gelernt haben, finden wir in dem Ei der Fig. 63 in gleicher Weise an einer Kugel. Wie dort mit jedem Radiensystem zwei chromatische Elemente in Verbindung stehen, so sind hier alle vier an das eine angeheftet. Wie in jenem Ei sind die Schleifen in einer Kugelfläche angeordnet, die das Centrosoma zum Mittelpunkt hat, sie kehren, wie dort, diesem Körperchen ihre schmale Seite zu und sind mit dieser Seite an spezifisch ausgebildete Archoplasmaradien befestigt. Die einzige Besonderheit gegenüber der Fig. 62 liegt darin, daß eines von den vier Kernelementen auch mit der anderen Kugel verbunden ist. Diese zeigt nach allen Richtungen indifferent entwickelte Radien; nur an einer Stelle entspringen einige stärkere Fädchen, welche gegen das zunächst gelegene Element hinziehen und an dessen Enden sich ansetzen. Einen Einfluß scheinen sie, nach der Lage dieser Schleife zu schließen, kaum noch auf dieselbe ausgeübt zu haben.

Die beiden beschriebenen Eier geben uns über die Wirkungsweise des Archoplasmas bereits sehr wesentliche Aufschlüsse. Erstlich entnehmen wir aus denselben, daß die beiden Kugeln auf die chromatischen Elemente eine Attraktion ausüben, indem sie dieselben aus ihrer ganz unregelmäßigen Lagerung bis auf gewisse Entfernung an sich heranziehen, so daß alle Abschnitte eines jeden Elements von dem Centrosoma gleich weit abstehen. Des weiteren lassen uns die Figuren erkennen, daß diese Attraktion *nicht* auf einer Fernwirkung beruhen kann. Denn sonst müßte bei der gleichartigen Wirkung der zwei Kugeln die Anordnung der Schleifen von beiden beeinflußt sein, und wäre eine Anlagerung derselben an die eine in einer so vollkommenen Weise, wie wenn die andere gar nicht existierte, nicht möglich. Da nun die wirkende Kugel mit den um sie gruppierten Schleifen durch Fädchen in Verbindung steht, während eine solche Beziehung dieser Elemente zu der anderen Kugel fehlt oder (Fig. 63) erst in der Ausbildung begriffen ist, so dürfen wir annehmen, daß es diese sich anheftenden Fibrillen sind, welche die Attraktion bewirkt haben.

Wie die geschilderten Eier sich voraussichtlich weiter entwickeln, d. h. wie dieselben zur „Kernspindel" gelangen, darauf werde ich unten noch einmal zurückkommen und wende mich nun, nachdem wir im Vorstehenden die Einwirkung des Archoplasmas auf die Kernelemente unter sehr einfachen und durchsichtigen Bedingungen kennen gelernt haben, zu Eiern, welche uns die gewöhnliche Entstehung der karyokinetischen Figur in einer Reihe

aufeinanderfolgender Stadien demonstrieren. Eine Serie solcher Eier ist in den Fig. 40—44 dargestellt. Dieselben sind so ausgewählt, daß die gegenseitigen Lagebeziehungen der zu betrachtenden Teile in den einzelnen Eiern sich möglichst aneinander anschließen, und daß jede Figur der fertigen Spindel um einen Schritt näher steht als die vorhergehende. Die Orientierung ist stets eine solche, daß die beiden Centrosomen bei einer und derselben Einstellung sichtbar sind, und diese Ebene ist der Zeichnung der Archoplasmastruktur im allgemeinen zu Grunde gelegt. Da nun die chromatischen Elemente nur zum geringsten Teil oder gar nicht dieser Ebene angehören, die Darstellung ihrer Verbindung mit den Archoplasmafibrillen aber gerade das Wesentliche an den Figuren ist, so ist in dieser Hinsicht die Zeichnung ohne alle Rücksicht auf irgend einen bestimmten optischen Schnitt ausgeführt, vielmehr sind alle Elemente und alle Fibrillen, welche sich an die Elemente ansetzen, gezeichnet, gleichviel, ob dieselben bei einer und derselben Einstellung in ihrem ganzen Verlauf überblickt werden können oder nicht. War es im letzteren Fall zweifelhaft, ob ein Fädchen wirklich an eine Schleife herantrete, so wurde das Ei so lange gedreht, bis sich das Vorhandensein oder Fehlen der Verbindung zweifellos feststellen ließ. Zwei weitere Bilder der Spindelentstehung sind in den Fig. 56 und 57 auf Tafel III wiedergegeben.

Was wir aus den genannten Figuren gegenüber den oben besprochenen in erster Linie Neues erfahren, das ist die Thatsache, daß die Verbindung der chromatischen Elemente mit den Fibrillen nicht erst auftritt, nachdem die Elemente bereits eine bestimmte Lagebeziehung zu den Kugeln gewonnen haben, sondern schon zu einer Zeit, wo sich ein richtender Einfluß des Archoplasmas auf die Schleifen kaum bemerkbar macht (Fig. 56, Taf. III). Damit erhält die Vermutung, die wir oben schon mit ziemlicher Bestimmtheit aussprechen konnten: daß diese Fädchen es sind, welche die Attraktion der chromatischen Elemente gegen die Centrosomen hin bewirken, eine sichere Grundlage. Das früheste Bild, das ich von der Ausbildung dieser Verbindung beobachtet habe, d. h. dasjenige, wo die Zahl der an die Elemente herantretenden Fädchen die geringste ist, ist in Fig. 56 (Taf. III) wiedergegeben. Die chromatischen Elemente sind deutlich zu zwei Paaren gruppiert, von denen wir wohl das eine als männlich, das andere als weiblich ansprechen dürfen. Drei Schleifen stehen bereits mit beiden Kugeln in Beziehung, eine davon nur mit der einen. Die Verbin-

dung wird durch eine spärliche Zahl von Fädchen vermittelt, zwischen der links unten gelegenen Schleife und dem oberen Pol nur durch ein einziges. Eine Prädilektionsstelle für den Ansatz der ersten Fibrillen scheint der mittlere Abschnitt der Elemente und, wenn ein deutlich ausgeprägter Schleifenwinkel vorhanden ist, dieser zu sein. Nur jenes eine Fädchen, welches die obere Kugel mit dem links unten gelegenen Element verbindet, tritt an das Ende der Schleife heran. Die Fixationsstelle für die Fibrillen ist, wie wir oben schon erfahren haben, die Schmalseite des bandförmigen Chromatinkörpers. Alle Fädchen der einen Kugel setzen sich ausschließlich an die eine dieser beiden Seiten an, alle Fibrillen der anderen ebenso ausschließlich an die andere. Dieses Verhalten, welches für die Mechanik der Teilung von der größten Bedeutung ist, werden wir an weiter ausgebildeten Figuren noch überzeugender feststellen können.

Es ist schwer zu sagen, ob die Schleifen der Fig. 56 in ihrer Stellung bereits von den Kugeln beeinflußt worden sind; nur für das rechts oben gelegene Element, das bloß mit dem oberen Pol, und zwar durch zahlreichere Fädchen, verbunden ist, läßt sich mit ziemlicher Sicherheit behaupten, daß es diesem Pol sich genähert hat.

Eine viel reichere Ausbildung von Fibrillen sehen wir in Fig. 40 (Taf. II), obgleich auch hier die Elemente noch sehr weit von ihrer definitiven Anordnung entfernt sind. Trotz der auf den ersten Blick ganz unregelmäßig erscheinenden Gruppierung kann es doch nicht zweifelhaft sein, daß die vier Elemente schon in einer von den beiden Archoplasmakugeln bewirkten Bewegung begriffen sind. Denn ihre Stellung zu diesen Körpern im Zusammenhalt mit der Richtung der sich anheftenden Fädchen läßt eine entschiedene Gesetzmäßigkeit nicht verkennen. Drei Schleifen stehen bereits mit beiden Kugeln in Verbindung, eine, die unterste, nur mit der einen. Bei jenen dreien finden wir die schon in der vorigen Figur beobachtete Eigentümlichkeit sehr ausgeprägt, daß die Fibrillen fast ausschließlich an den Schleifenwinkel herantreten. Die erwähnte Gesetzmäßigkeit in der Anordnung dieser drei Elemente zu den beiden Polen spricht sich darin aus, daß 1) von allen Abschnitten einer jeden Schleife derjenige, an den die Archoplasmafädchen festgeheftet sind — der Schleifenwinkel — beiden Centrosomen am nächsten steht, und daß 2) die Richtung des gekrümmten Elements, durch eine gerade Linie dar-

gestellt gedacht, den Winkel, den die beiden an dieses Element herantretenden Fibrillenbündel miteinander bilden, annähernd halbiert. Diese zwei Momente sind geeignet, die letzten Zweifel über die Einwirkung der Fädchen auf die Chromatinkörper zu beseitigen und, nach dem, was wir über die Beziehungen der Kernelemente zu den Archoplasmakörpern bereits wissen, mit voller Evidenz darzuthun, daß die Kontraktion der mit den Schleifen verbundenen Fibrillen es sein muß, wodurch dieselben an die Kugeln herangezogen werden. Denn nur unter dieser Voraussetzung wird das Vorausgehen desjenigen Punktes bei der Bewegung, an den die Fibrillen herantreten, verständlich, und das ungefähre Zusammenfallen der Gesamtrichtung des Elements mit der Halbierungslinie des von den Fädchenbündeln gebildeten Winkels erklärt sich als notwendige Folge einer Fortbewegung in der Resultante des wirkenden Kräftepaares.

Im auffallendsten Gegensatz zu der Richtung der betrachteten drei Schleifen steht die der vierten, untersten, deren Schenkel, ziemlich zu einer Geraden gestreckt, die der drei anderen nahezu senkrecht kreuzen. Diese abweichende Stellung wird dadurch verständlich, daß das Element nur mit der e i n e n Kugel, und zwar fast in seiner ganzen Ausdehnung, verbunden ist. Das Verhältnis dieser Schleife zu dem Archoplasmakörper ist daher als Vorstufe zu jener oben (Fig. 62, 63) in fertiger Ausbildung beschriebenen einseitigen Beziehung zwischen Archoplasma und Kernfäden zu betrachten und schließt sich in der That an die dort konstatierte Anordnung eng an. Wir sehen die Tendenz der Schleife, mit allen ihren Abschnitten der Kugel gleich nahe zu kommen, wir finden, daß dieselbe dem Centrosoma ihre schmale Seite zukehrt und daß alle Fibrillen an diese Seite sich festsetzen. So veranschaulicht die beschriebene Figur sowohl die einseitige als auch die kombinierte Einwirkung der beiden Kugeln auf die chromatischen Elemente und demonstriert aufs klarste, wie dieser Einfluß durch die Vermittelung der mit den Schleifen verbundenen Fädchen zustande kommt.

Es wäre zwecklos, in gleich detaillierter Weise auch die folgenden Figuren zu besprechen, auch deshalb, weil dieselben, aus anderen Lagerungsverhältnissen hervorgegangen, eine direkte Anknüpfung an die geschilderten Verhältnisse doch nicht gestatten. Ich beschränke mich daher zunächst auf eine allgemeine Angabe der allmählichen Fortschritte, welche diese Figuren bis zur Erreichung der fertigen Spindel erkennen lassen, um dann von hier

aus, nachdem wir alle Faktoren, welche bei der Erzeugung der karyokinetischen Figur in Frage kommen, kennen gelernt haben, ein allgemeines Bild der Spindelentstehung zu entwerfen, bei welcher Gelegenheit einzelne Verhältnisse der in Rede stehenden Figuren zur Sprache kommen werden.

Eine Vergleichung der Fig. 41—43 mit der beschriebenen Fig. 40 läßt erkennen, daß die vier Schleifen allmählich immer mehr zwischen die beiden Kugeln hineinrücken, und daß jedes Element mehr und mehr einen gleichmäßigen Abstand von beiden Centrosomen gewinnt; ferner zeigen sie, wie, im Zusammenhang mit diesen zwei Momenten, die an die Chromatinkörper herantretenden Fibrillen im allgemeinen kürzer werden, und wie die an entsprechende Punkte der gleichen Schleife festgehefteten Fädchen einander an Länge immer mehr gleichkommen. Das hierin sich aussprechende Streben nach einer regelmäßigen Gruppierung der einzelnen Teile hat in Fig. 44 sein Ziel erreicht: hier haben wir die fertige Spindel vor uns. Die vier chromatischen Elemente sind, wie van Beneden in seiner ersten Abhandlung beschrieben hat, in einer Ebene angeordnet, welche auf der Verbindungslinie der beiden Centrosomen in deren Mitte senkrecht steht; jeder Abschnitt einer jeden Schleife ist also von den beiden Körperchen gleich weit entfernt. Diese Lagerung der Elemente in der Äquatorialebene der Spindel ist so äußerst regelmäßig, daß man bei Profilansicht der fertigen Spindel von der Gesamtheit der vier Schleifen den Eindruck eines die Verbindungslinie der Pole senkrecht schneidenden Stabes mit parallelen, geradlinigen Konturen erhält (Fig. 44 a).

Die Gruppierung der vier Kernelemente zu einander ist, wie van Beneden schon hervorgehoben hat, eine variable. Es kann eine sehr regelmäßige Sternform bestehen, indem jede Schleife ungefähr in ihrer Mitte winkelig gebogen ist und diesen Winkel der Spindelachse zukehrt, während die beiden Schenkel in radialer Richtung ausstrahlen (Fig. 44 b). Sehr häufig findet sich das in van Beneden's Fig. 20 und 21 (Taf. XIX[bis]) dargestellte Verhalten, wo eine Schleife von der Konvexität einer anderen umgriffen wird. Auch in diesen Fällen zeigen die Elemente noch eine gewisse Tendenz, ihren mittleren Abschnitt der Spindelachse, die Enden der Peripherie zuzukehren, und so besteht auch hier noch eine leise Andeutung der Sternform. Allein wesentlich ist eine derartige Lagerung, wenn sie auch die Regel bildet, nicht. So sehen wir in Fig. 60 (Taf. III), daß der mittlere Abschnitt der Schleife den äußersten Rand der Äquatorialplatte einnehmen kann,

womit jede Ähnlichkeit mit einem „Stern“ aufhört. VAN BENEDEN läßt es unentschieden, ob derartige unregelmäßige Formen der Äquatorialplatte vor der Teilung noch in den regelmäßigen Stern der Fig. 44 b übergehen oder nicht. Diese Frage kann ich mit aller Bestimmtheit im letzteren Sinn beantworten, da wir unten eine gleiche Variabilität der Schleifengruppierung in den durch die Teilung der Äquatorialplatte entstandenen Tochterplatten werden konstatieren können.

Aus einer Vergleichung einer großen Zahl von Äquatorialplatten geht hervor, daß in der gegenseitigen Lagerung der Elemente trotz der besprochenen Schwankungen doch in mehrfacher Hinsicht eine entschiedene Gesetzmäßigkeit waltet. Erstens gilt es nach meinen Erfahrungen als ausnahmslose Regel, daß die verdickten Enden der Chromatinbänder stets die Peripherie der Äquatorialebene einnehmen. Auch bei einer im übrigen so unregelmäßigen Gruppierung, wie die der Fig. 60 (Taf. III) ist, liegt kein einziges Schleifenende im Innern der Platte. Zweitens ist die Gesamtform der von den vier Elementen zusammengesetzten Figur stets eine sehr regelmäßige, derart, daß die Linie, welche die periphersten Punkte der Schleifen der Reihe nach miteinander verbindet, annähernd einen Kreis beschreibt, der in seinem Zentrum von der Spindelachse durchschnitten wird. In diesem Kreis sind die Elemente ganz allgemein so angeordnet, daß das Chromatin in der ganzen Fläche ziemlich gleichmäßig verteilt ist, wie dies aus der Fig. 44 b (Taf. II) und aus der unregelmäßigsten (Fig. 60, Taf. III) gerade am deutlichsten hervortritt. In diesem Verhalten offenbart sich das Bestreben, die Elemente möglichst nahe an die Spindelachse heranzuziehen und dieselben in einem so kleinen Bereich um diese Linie zu konzentrieren, als die Ausdehnung der Schleifen und ein gewisser Abstand zwischen den einzelnen Abschnitten derselben dies zuläßt.

Im Gegensatz zu meiner Beobachtung, daß die kreisförmige Äquatorialplatte s t e t s i m M i t t e l p u n k t von der Spindelachse durchschnitten wird, kommen VAN BENEDEN und NEYT (p. 58) zu dem Resultat, „que l'axe de la figure dicentrique ne passe jamais par le centre de l'étoile chromatique“. Ich vermute jedoch, daß diese Angabe sich auf nicht völlig ausgebildete Spindeln bezieht. In allen meinen Präparaten mit fertiger Spindel projizieren sich bei polarer Ansicht die beiden einander deckenden Centrosomen auf das Zentrum der Äquatorialplatte, und bei seitlicher Ansicht wird der Stab, als welcher die Platte hier erscheint, von der Ver-

bindungslinie der beiden Pole halbiert, wie man auch das Ei um diese Achse rotieren mag.

Der Durchmesser der völlig ausgebildeten Äquatorialplatte variiert nach meinen Beobachtungen innerhalb sehr enger Grenzen, indem die Größe der Schleifen und der Abstand, den dieselben innehalten, von einer Figur zur anderen nur sehr geringe Differenzen aufweisen.

Die vier Elemente besitzen wie früher die Form von Bändern, die in ganzer Länge den gleichen Breitendurchmesser erkennen lassen, während der Dickendurchmesser an den Enden bedeutend zunimmt. van Beneden (3) hat konstatiert, daß diese Bänder in der Äquatorialplatte so orientiert sind, daß der Breitendurchmesser eines jeden auf der Äquatorialebene senkrecht steht. Betrachtet man demnach eine Spindel vom Pol, so erblickt man alle vier Schleifen von ihrer Schmalseite und erkennt hier die keulenförmige Anschwellung der Enden (Fig. 44 b); die Profilansicht zeigt die Elemente von ihrer Breitseite, welche die in ganzer Ausdehnung gleichmäßige Dicke der Äquatorialplatte bedingt (Fig. 44 a). Während man bei polarer Ansicht alle vier Schleifen in ganzer Ausdehnung überblickt, bekommt man bei seitlicher Betrachtung bei einer und derselben Einstellung nur beschränkte Abschnitte und sehr häufig optische Querschnitte derselben zu Gesicht, welche, wenn sie dem mittleren Bereich der Elemente angehören, als feine Stäbchen erscheinen, die der Spindelachse parallel gerichtet sind. Sehr häufig zeigt ein solches Stäbchen in der Mitte eine Einschnürung als Ausdruck der von van Beneden festgestellten Längsspaltung der Elemente, von der unten ausführlicher die Rede sein wird.

Wenden wir uns nun zur Betrachtung des achromatischen Anteils der karyokinetischen Figur!

In gleichem Abstand jederseits von der Aquatorialplatte auf der im Zentrum derselben errichteten Senkrechten erkennen wir die beiden Centrosomen des Archoplasmas, welche nichts anderes sind als die von vielen Spindeln bekannten Polkörperchen (Fig. 44a). Dieselben haben gegen früher an Größe beträchtlich verloren, an Lichtbrechungsvermögen dagegen zugenommen. Dieses Verhalten ist bemerkenswert. In den ersten Stadien, in denen wir die Centrosomen beobachten konnten, zur Zeit, wo noch eine einfache Archoplasmakugel im Ei besteht, sind dieselben sehr klein und deshalb schwer nachweisbar. Während das Archoplasma in zwei

Kugeln sich spaltet, quellen sie auf das Vier- bis Sechsfache ihres ursprünglichen Durchmessers auf und erscheinen nun während der Ausbildung der Spindel als relativ große blasse Kugeln mit einem kleinen Korn im Zentrum. Wenn der Prozeß der Spindelbildung sich seinem Ende nähert, nehmen sie wieder an Größe ab. Schon in dem Ei der Fig. 43, wo die chromatischen Elemente nahezu zur Äquatorialplatte vereinigt sind, sehen wir die beiden Körperchen| kleiner geworden, und die der fertigen Spindel (Fig. 44 a) besitzen einen Durchmesser, der den ursprünglichen nur etwa um das Doppelte übertrifft. Der gleichen Korrelation zwischen der Größe der Centrosomen und dem Zustand des Archoplasmas werden wir in den beiden ersten Furchungskugeln wieder begegnen. Dieselbe demonstriert uns den engen dynamischen Zusammenhang beider Bildungen und macht es wahrscheinlich, daß die Thätigkeit der Archoplasmakugeln von Strukturveränderungen ihrer Zentren abhängig ist.

Im Umkreis eines jeden Zentralkörperchens, und durch einen hellen Hof von demselben getrennt, ist die von früheren Stadien bekannte radiäre Körnchenstruktur sichtbar, die jedoch an Ausdehnung beträchtlich abgenommen hat. Dagegen zeigen die in der Peripherie an die körnigen Strahlen sich ansetzenden fädigen Radien eine viel mächtigere Ausbildung (Fig. 44 a).

van Beneden unterscheidet den kompakten zentralen Bereich des Strahlensystems als „sphère attractive" von den peripheren Fibrillen — auch in der neuen Abhandlung von van Beneden und Neyt ist diese Trennung festgehalten — und statuiert damit eine Differenz zwischen beiden Abschnitten, die in der Entwicklung nicht begründet ist. Denn wir haben oben erfahren, daß beide Teile aus der ursprünglich kompakten, gleichmäßig körnigen Archoplasmakugel hervorgegangen sind, daß die peripheren feinen Fädchen nur die modifizierte Rindenschicht dieser Kugel repräsentieren, indem sie durch Umwandlung der äußeren Abschnitte der körnigen Strahlen entstanden sind, in welche sie je nach ihrer Ausbildung bald näher, bald entfernter vom Mittelpunkt ohne scharfe Grenze übergehen. Die Identität des gesamten Radiensystems mit der kompakten Kugel, wie sie in den Fig. 37 und 38 vorliegt, wird aufs schlagendste durch einige meiner Präparate erwiesen, in denen, wahrscheinlich infolge einer zunächst sehr schwachen Einwirkung der Pikrin-Essigsäure, die Strahlen vollkommen kontrahiert sind. In diesen Eiern, deren eines in Fig. 58 (Taf. III) dargestellt ist, besteht in gleicher Größe wie früher die gleichmäßig

körnige Kugel, die gegen die übrige Zellsubstanz scharf abgegrenzt, und in der nur undeutlich eine radiäre Struktur sichtbar ist. Nur jener Sektor der Kugel, welcher gegen die Äquatorialplatte gerichtet ist, erscheint von völlig homogenen, an diesen Präparaten allerdings sehr undeutlichen Fasern gebildet, auf welches interessante Verhalten ich unten näher eingehen werde.

Von der Ausbreitung der Polstrahlung in der Zellsubstanz geben meine Präparate ziemlich verschiedene Bilder, die zum Teil, wie das soeben beschriebene, durch mangelhafte Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit bedingt sein mögen. Eine sehr regelmäßige Anordnung ist in dem Ei der Fig. 59 (Taf. III) zu erkennen. Die Radien sind ringsum ganz gleichmäßig entwickelt, im Zentrum körnig, in der Peripherie fädig und stellen in ihrer Gesamtheit sehr scharf begrenzte Kugeln dar, in welche nur die abweichend strukturierten, sektorförmigen Spindelfaserkomplexe wie fremde Körper eingefügt sind. Die an die Spindelfasern zunächst angrenzenden Radien reichen bis zum Umfang der Äquatorialplatte und sind die einzigen, die mit denen der anderen Seite in Berührung kommen. Kein einziges Fädchen erreicht die Oberfläche des Eies; vielmehr besteht zwischen der äußeren Grenze der Polsonnen und der Membran der Zelle noch ein sehr beträchtlicher Zwischenraum, der von indifferenter vakuolisierter Zellsubstanz eingenommen wird. Das Ei macht nicht den Eindruck, als ob es schlecht erhalten wäre. Eine viel unregelmäßigere Entwicklung der Polradien beobachten wir in dem Ei der schon öfter citierten Fig. 44 a. Hier ist eine gemeinsame Grenzfläche für alle Strahlen eines Radiensystems nicht zu erkennen. Einzelne sind sehr kurz und körnig, andere lang und feinfädig, und viele lassen sich bis an die Oberfläche des Eies verfolgen. Diejenigen Fädchen, welche die Spindelfasern rings umgeben, dringen größtenteils bis in die Äquatorialebene, d. h. jene Ebene des Eies, welche durch die Chromatinplatte bestimmt ist, vor und ihre Enden erzeugen hier mit denen der von der anderen Seite herkommenden Fibrillen eine bei seitlicher Ansicht des Eies verschwommene körnige Linie, die als erste Anlage der „Zellplatte“ zu betrachten ist.

Die Angaben, die van Beneden und Neyt (14) über die Ausbreitung der Polstrahlung machen, schließen sich sowohl hinsichtlich der Regelmäßigkeit der Figuren, als auch darin, daß die Strahlen nicht bis in die Äquatorialebene vordringen, sondern in einer vom Umkreis der Chromatinplatte ausgehenden zum Pol konkaven Fläche endigen, an die Verhältnisse meiner Fig. 59 an.

Dagegen sind die Resultate der genannten Forscher insofern von den meinigen abweichend, als jene Grenzfläche, die bei mir in Kugelform mit dem Centrosoma als Mittelpunkt nirgends die Eioberfläche berührt, in ihren Präparaten viel schwächer gekrümmt ist und demgemäß in geringer Entfernung von der Äquatorialebene die Oberfläche in einer kreisförmig das Ei umgreifenden Linie erreicht, welche äußerlich durch eine Furche markiert ist. Innerhalb des durch diese Linie abgegrenzten Bereichs treten alle Fibrillen bis an die Membran des Eies heran (p. 54). Obgleich ich meine Präparate nach dem Erscheinen der VAN BENEDEN-NEYT-schen Abhandlung speziell auf diese Verhältnisse noch einmal geprüft habe, kann ich die citierten Angaben doch an keinem meiner Eier bestätigen. Ich enthalte mich vorderhand eines Urteils, inwieweit den besprochenen Differenzen eine im Leben bestehende Variabilität der Anordnung oder eine verschiedenartige Konservierung zu Grunde liegt, und welchen Bildern im letzteren Fall der Vorzug einzuräumen ist.

Verbindet man jedes Centrosoma mit den einzelnen Punkten des Umfangs der chromatischen Äquatorialplatte durch gerade Linien, so erhält man in dem hierdurch umgrenzten Doppelkegel den Bereich der eigentlichen „Kernspindel". Im optischen Längsschnitt stellt sich dieselbe in Form zweier kongruenter gleichschenkliger Dreiecke dar, deren Spitze von dem Zentralkörperchen eingenommen wird, und die mit ihrer Basis, welche von der Äquatorialplatte gebildet wird, aneinander stoßen (Fig. 44 a). Die Fibrillen, welche diese beiden einander zugekehrten Sektoren der Archoplasmakugeln einnehmen, sind von jenen, welche die Polstrahlung zusammensetzen, scharf unterschieden. Sie sind stärker als die übrigen Radien und in ganzer Ausdehnung gleichmäßig homogen. Die scharfe Abgrenzung der Spindelfasern von den Polfäden ist hauptsächlich durch dieses letztere Moment bedingt; die körnige Kugel, welche den zentralen Bereich des Radiensystems bildet (VAN BENEDEN's sphère attractive), erleidet in dem von den Spindelfasern eingenommenen Raum eine sektorförmige Unterbrechung, indem diese Fibrillen bis zum Umkreis des Zentralkörperchens als strukturlose Fädchen sich verfolgen lassen (Fig. 44 a und 59). Diese Differenz zwischen den Spindelfasern und den übrigen Radien zeigt sich am auffallendsten in der oben beschriebenen Fig. 58, wo die ganze Polstrahlung sich zur früheren Kugelform zusammengezogen hat. Hier hebt sich aus der gleichmäßig körnigen Kugel der von homogenen blassen Fäden gebildete

Spindelsektor aufs schärfste ab. Die Anordnung der citierten Figur lehrt, daß die zu den chromatischen Elementen ziehenden Archoplasmafibrillen eine spezifische Ausbildung erfahren haben, die nicht lediglich durch einen bestimmten Kontraktionszustand bedingt sein kann. Denn die axialen Spindelfasern der Figur sind genau auf den ursprünglichen Radius der Kugel verkürzt und also nicht länger als die zusammengezogenen Polradien; trotzdem sind sie nicht körnig wie diese, sondern vollkommen homogen. Ich werde auf dieses interessante Verhalten unten noch einmal zurückkommen.

Die von jedem Pol gegen die chromatischen Elemente ausstrahlenden Fädchen setzen sich an die zugekehrte Schmalseite der Elemente fest; die Spindel besteht demnach aus zwei völlig getrennten kegelförmigen Hälften, die nur durch die chromatischen Elemente miteinander verbunden sind. Diese für die Mechanik der Karyokinese äußerst wichtige Thatsache hat schon van Beneden in seiner ersten Abhandlung erkannt und klar ausgesprochen (pag. 333, 335). Allein einen Nachweis für die behauptete Konstitution der Spindel, wie man einen solchen in einer ausführlichen, mit Abbildungen ausgestatteten Abhandlung verlangen kann, hat van Beneden nicht erbracht. Es ist weder im Text die Möglichkeit einer bloßen sehr engen Anlagerung der Schleifen an kontinuierlich von einem Pol zum andern ziehende Fasern ausgeschlossen, noch lassen die in ihren achromatischen Strukturen sehr unklaren Abbildungen von dem beschriebenen Verhalten das Geringste erkennen. Die Entwickelung aber, die, wie wir gesehen haben, die Zusammensetzung der Spindel aus zwei vollkommen getrennten Hälften aufs klarste beweist, war van Beneden damals noch gänzlich unbekannt geblieben.

Es ist viel schwieriger, in der fertigen Spindel die Anheftung der Fibrillen an die Schleifen festzustellen, als während der Entstehung der Figur. Ein überzeugender Nachweis, daß die Fädchen wirklich an der dem Pol zugekehrten Seite der Elemente ihr Ende finden, läßt sich nur dann führen, wenn dieselben, wie es nicht selten vorkommt, an ihrer Anheftungsstelle die chromatische Substanz zu feinen Zacken emporziehen, so daß das Element, von seiner breiten Seite betrachtet, besonders im Farbenbild gezähnelte Ränder aufweist (Fig. 42). Diese Einwirkung der Spindelfasern auf die Schleifen haben van Beneden und Neyt (14) gleichfalls in manchen Fällen konstatieren können.

In der großen Mehrzahl meiner Präparate sind die vier Chro-

matinbänder ihrer ganzen Länge nach von den Enden der Spindelfasern besetzt. In ganz regelmäßigen Abständen, welche die Dicke einer Fibrille kaum übertreffen, folgt ein Fädchen auf das andere. Es läßt sich mit ziemlicher Sicherheit feststellen, daß jede Schleife von beiden Polen annähernd die gleiche Zahl von Fasern erhält. Ich konnte einmal bei sehr günstiger Lagerung auf der einen Seite 23, auf der anderen 24 zählen. Wenn die Fasern nicht bis an die Enden der Elemente reichen, so ragt die Äquatorialplatte über den Umfang der Spindel mehr oder weniger weit heraus. Solche Fälle habe ich nur sehr selten beobachtet und ich lasse es unentschieden, ob hier im weiteren Verlauf noch eine Vermehrung der Fibrillen erfolgt oder nicht. Je nachdem ein Abschnitt einer Schleife der Spindelachse näher oder entfernter liegt, sind die an ihn herantretenden Fasern kürzer oder länger; zwischen den axialen kürzesten und peripheren längsten läßt sich eine Differenz in der Dicke mit Sicherheit erkennen.

Während der Durchmesser der Äquatorialplatte von einem Ei zum andern nur wenig wechselt, zeigen sich in der Länge der Spindelachse, d. h. in der Entfernung der beiden Centrosomen, gewisse Variationen. Das gleichschenklige Dreieck, als welches im optischen Längsschnitt sich jede der beiden kegelförmigen Spindelhälften darstellt, kann an seiner Spitze einen bald größeren, bald kleineren Winkel aufweisen. Einen sehr geringen Abstand der Zentralkörperchen von der Äquatorialplatte sehen wir in dem Ei der Fig. 59. Hier sind die axialsten Spindelfasern fast kürzer als der ursprüngliche Radius der Archoplasmakugeln; die Äquatorialplatte findet sich also mit ihrem zentralen Teil so nahe als möglich an jede Kugel herangezogen. Am häufigsten trifft man Bilder, wie das in Fig. 44 a wiedergegebene; eine sehr viel größere Entfernung der beiden Centrosomen in der fertigen Spindel, als wir sie in dieser Figur beobachten, ist selten.

Es ist an meinen Präparaten und wahrscheinlich überhaupt nicht mit Sicherheit festzustellen, ob alle im Bereich der Spindel verlaufenden Archoplasmafibrillen sich an die chromatischen Elemente ansetzen, oder ob zwischen diesen auch freie Fädchen, die den Polradien gleichwertig wären, vorhanden sind. van Beneden und Neyt behaupten (pag. 61), daß einige Fibrillen kontinuierlich von einem Pol zum andern verlaufen, indem die beiden Kugeln vor der Ausbildung der Spindel sich nicht, wie dies in meinen Eiern zu sehen ist, vollständig voneinander trennen, sondern durch eine kleine Zahl von Fädchen in Zusammenhang bleiben, welche

auch in der fertigen Figur persistieren. Der Nachweis dieser Anordnung ist von der ausführlichen Darstellung zu erwarten; in der vorläufigen Mitteilung ist weder von der entstehenden noch von der ausgebildeten Spindel eine Abbildung vorhanden.

Von großem Interesse ist eine weitere Angabe der beiden belgischen Forscher (pag. 53), daß nämlich in jedem Radiensystem dem Kegel der Spindelfasern (cône principal) auf der entgegengesetzten Seite des Zentralkörperchens ein aus stärkeren Polradien gebildeter gleichfalls konischer Fibrillenkomplex entspricht, der als cône antipode bezeichnet wird. Die Fädchen, welche diesen ausgezeichneten Teil der Polsonne zusammensetzen, sind nur auf dem Mantel eines Kegels angeordnet und setzen sich an der Oberfläche des Eies längs einer Kreislinie an, welche äußerlich als Furche (cercle polaire) kenntlich ist. Obgleich ich diese Angaben an meinen Eiern nicht bestätigen kann, bezweifle ich doch die Richtigkeit und allgemeine Gültigkeit derselben um so weniger, als ich in den Hodenzellen des Flußkrebses genau das gleiche Verhalten in allen Spindeln habe konstatieren können.

Vergleichen wir die Spindel oder den Amphiaster mit den oben beschriebenen Monasteren (Fig. 62 und 63, Taf. III), so ergiebt sich in den Beziehungen der chromatischen Äquatorialplatte zu j e d e r der beiden Archoplasmakugeln eine fast vollkommene Übereinstimmung mit der Anordnung, welche die chromatischen Elemente in jenen Figuren zu e i n e r der beiden Kugeln erkennen lassen. Wie im Monaster, so sind auch im Amphiaster die Schleifen zu einer regelmäßigen Fläche vereint und in dieser Fläche so orientiert, daß sie dem Centrosoma ihre schmale Seite zukehren; wie dort finden wir die spezifische Ausbildung der gegen die Elemente gerichteten Archoplasmafibrillen und die Verbindung derselben mit der zugewandten Seite der Schleifen. Der einzige Unterschied besteht darin, daß die Elemente im Monaster in einer Kugelfläche gruppiert sind, welche das Centrosoma zum Mittelpunkt hat, während sie im Amphiaster in einer Ebene ausgebreitet sind. Diese Abweichung wird dadurch bedingt, daß hier auf jeden Chromatinkörper b e i d e Kugeln, aber auf entgegengesetzten Seiten und in entgegengesetzter Richtung einwirken. Indem jede Kugel bestrebt ist (siehe oben), die vier Elemente zu einer Kugelfläche um sich zu vereinigen, zwei Kugeln aber nur einen einzigen Punkt gemeinsam haben können, so muß, da es sich ja um eine Platte von beträchtlicher Ausdehnung handelt, die beiden Systemen zugleich angehört, jeder Pol so weit nachgeben, bis eine Fläche er-

reicht ist, in der die entgegengesetzt wirkenden Kräfte einander aufheben, und diese Fläche ist die den beiden Kugeln gemeinsame Tangentialebene oder die Äquatorialebene der Spindel. Die mathematische Regelmäßigkeit in der definitiven Lagerung der Elemente beweist, daß die beiden Pole genau die gleiche Kraft ausüben, speziell, daß die beiden an entgegengesetzten Punkten der Schleifen angreifenden Fibrillen bei gleicher Länge die gleiche Stärke besitzen.

Nachdem wir im Vorstehenden die Beziehungen zwischen den Archoplasmakugeln und den Kernelementen von ihren ersten Anfängen an bis zur völligen Ausbildung in einzelnen Stadien betrachtet haben, sind wir in der Lage, aus den uns dabei bekannt gewordenen Struktur- und Lagerungsverhältnissen, aus der gegenseitigen Anordnung der einzelnen Teile und der materiellen Verbindung derselben ein allgemeines zusammenhängendes Bild der Spindelentstehung zu abstrahieren: die momentanen Zustände, die wir kennen gelernt haben, zu einer kontinuierlichen Bewegung aneinanderzufügen, anzugeben, welche Eigenschaften den einzelnen Teilen zukommen müssen, um den immer gleichen Erfolg zu ermöglichen, und die Kräfte zu präzisieren, aus denen sich das Endresultat: die fertige Spindel, mit Notwendigkeit ableitet.

Die Spindelbildung wird eingeleitet durch die strahlige Metamorphose der beiden Archoplasmakugeln. Aus der gleichmäßig granulierten Masse differenzieren sich körnige Radien, die zunächst mit ihren peripheren Abschnitten in homogene Fädchen übergehen. Diese Fibrillen strahlen nach allen Richtungen in die Zellsubstanz aus und gewinnen auf Kosten der zentralen körnigen Teile immer mehr an Ausdehnung. Einige treffen auf die chromatischen Elemente und heften sich mit ihren Enden hier fest. Es ist schwer zn entscheiden, ob dieses Zusammentreffen ein zufälliges ist, oder ob die Schleifen eine gewisse Attraktion auf die Archoplasmafädchen ausüben. Man könnte das letztere daraus schließen, daß, wie wir gesehen haben, in den frühesten Stadien, in denen die Verbindung besteht, die Fibrillen sehr häufig an einen bestimmten Teil der Elemente, nämlich an den mittleren Abschnitt (Fig. 40, Taf. II, und 56, Taf. III) herantreten. Allein da dies durchaus nicht ausnahmslos geschieht, kann dieser Erscheinung kaum eine besondere Bedeutung zugesprochen werden. Ich neige mich vor der Hand eher zu der

ersteren Möglichkeit. Denn einmal ist die Zahl der sich anheftenden Fädchen im Anfang eine so geringe (Fig. 56, Taf. III), daß man bei der allseitigen Ausbreitung der Radien in der Zellsubstanz wohl ein zufälliges Zusammentreffen annehmen darf, und zweitens beobachtet man sehr häufig, daß einzelne Schleifen lange Zeit nur mit einer Kugel in Verbindung stehen (Fig. 40 und 42), obgleich dieselben, wie andere Eier lehren, von der anderen Kugel nicht so weit entfernt sind, daß von hier aus die Fädchen nicht heranreichen könnten. Ist aber einmal eine Schleife mit einem Pol in Verbindung gebracht, so scheinen die festgehefteten Radien auf die ihnen zunächst benachbarten noch indifferenten einzuwirken, derart, daß diese letzteren der Reihe nach in gleicher Richtung sich ausdehnen und so allmählich das Chromatinband seiner ganzen Länge nach mit Beschlag belegen. Denn diese kontinuierliche Besetzung der Elemente, wie wir sie in der fertigen Spindel beobachten, kann nicht das Werk des Zufalls sein.

Alle Fädchen, die von der einen Kugel an ein Element herantreten, setzen sich ausschließlich an die eine Schmalseite desselben fest, alle von der anderen Kugel stammenden ebenso ausschließlich an die andere. Diese Thatsache muß ihren Grund in drei ihrem Wesen nach ganz dunklen Einrichtungen haben, deren Wirkungsweise sich folgendermaßen ausdrücken läßt:

1. Die chromatischen Elemente gestatten eine Festheftung der Archoplasmafädchen nur an ihren schmalen Seiten.

2. Ist die erste Fibrille einer Kugel mit der einen Seite einer Schleife in Verbindung getreten, so können die übrigen Fädchen der gleichen Kugel nur gleichfalls an diese Seite sich festsetzen, auch wenn die andere noch frei ist.

3. Ist eine Schleife mit dem einen Pol bereits in Verbindung gebracht, so können sich die Radien des anderen nur an die noch nicht mit Beschlag belegte Seite anheften.

Wir werden unten erfahren, daß von den beiden Schmalseiten einer Schleife jede einem anderen der beiden zu bildenden Tochterelemente zu teil wird, indem der bandförmige Körper durch Längsspaltung in zwei halb so breite Bänder zerlegt wird. Da nun diese beiden Schwesterfäden zur Zeit der Spindelentstehung wahrscheinlich immer und oft (Fig. 57, Taf. III) äußerlich sichtbar schon in der Mutterschleife vorgebildet sind, so können wir die in den Beziehungen zwischen Archoplasma und Kernelementen

erkannte Gesetzmäßigkeit auch folgendermaßen aussprechen: Jedes in einem Mutterelement vorbereitete Tochterelement gestattet nur den Fädchen eines einzigen Poles sich anzuheften, und diese Verbindung macht dem betreffenden Pol die Anheftung an den zugehörigen Schwesterfaden unmöglich. Den ersten Teil dieses Satzes werden wir unten in den mehrpoligen Spindeln, die für die Erkennung der bei der Karyokinese wirkenden Kräfte überhaupt sehr wertvoll sind, in frappantester Weise bestätigt sehen. Die Notwendigkeit der besprochenen Einrichtungen für das Zustandekommen einer regulären Teilung und die Garantieen, die dieselben hierfür bieten, brauchen nicht besonders horvorgehoben zu werden.

Man könnte der Ansicht sein, daß jeder Schwesterfaden von vornherein für einen bestimmten Pol prädestiniert sei und deshalb nur mit diesem in Verbindung trete. Eine solche Anschauung, die an den zweipoligen Spindeln nicht widerlegt werden kann, wird durch die Anordnung in den mehrpoligen Figuren im höchsten Grade unwahrscheinlich. Ich glaube auf Grund der Verhältnisse, die sich hier konstatieren lassen (siehe unten), daß es rein Sache des Zufalls ist, welches der beiden Tochterelemente jedem Pol zu teil wird.

Die an eine Schleife festgehefteten Fibrillen suchen sich zu kontrahieren, und diese Kontraktion kann so weit gehen, daß die Länge der Fädchen dem Radius der ursprünglichen Kugel gleichkommt. Die Kontraktion bedingt eine entsprechende Annäherung zwischen dem Centrosoma und dem Punkt der Schleife, an den die Fibrillen herantreten.

Die Kontraktilität der Fibrillen kann keinem Zweifel unterliegen; man braucht z. B. nur die Fig. 40, welche ein frühes Stadium der Spindelbildung repräsentiert, mit der fertigen Spindel der Fig. 44 zu vergleichen, um zu erkennen, daß die an eine Schleife sich festsetzenden Fädchen im Verlauf des Prozesses sich auf weniger als die Hälfte ihrer ursprünglichen Länge verkürzen können.

Durch die Fähigkeit, sich zu verlängern und zu verkürzen, charakterisieren sich die Archoplasmafädchen als muskulöse Fibrillen und alle für „Muskeln“ geltenden Gesetze können auch für unsere Zellenorgane Anwendung finden.

Da die Fibrillen bei ihrer Kontraktion einen Widerstand zu überwinden haben, so fragt es sich, wie viele Fädchen hierzu

nötig seien, ob schon ein einziges eine Annäherung zwischen dem Centrosoma und dem Element bewirken könne oder ob eine größere Anzahl erforderlich sei. Eine bestimmte Antwort auf diese Frage zu geben bin ich nicht imstande; denn erstens kommen Stadien, wo nur ein Fädchen an eine Schleife herantritt, äußerst selten zur Beobachtung, und zweitens kann die Kontraktion im einzelnen Fall ja bloß aus der Lagerung des Elements erschlossen werden, und da ist es für den Anfang sehr schwer zu entscheiden, ob man es noch mit der ursprünglichen Lage oder schon mit einer vom Archoplasma beeinflußten zu thun hat. Überdies werden wir unten sehen, wie diese Frage sehr wesentlich von der zwischen Element und Centrosoma bestehenden Entfernung abhängig ist. Mit Sicherheit läßt sich angeben, daß für größere Entfernungen (Fig. 40) eine geringe Zahl von Fibrillen (3—4) Kraft genug entwickelt, um eine Attraktion zu bewirken.

Bemerkenswert ist der Umstand, daß eine kontrahierte Spindelfaser einen ganz anderen Habitus besitzt als ein auf dieselbe Länge verkürzter Polradius, ein Verhalten, das uns aus der oben schon besprochenen Fig. 58, Taf. III, wo die Polstrahlung abnormerweise zur früheren Kugelform zusammengezogen ist, sehr deutlich entgegentritt. Die kontrahierten Polfäden sind wie früher körnig, die Spindelfasern von gleicher Länge vollkommen homogen und in ganzer Ausdehnung gleichmäßig dick. Diese Differenz wird wohl dadurch bedingt sein, daß die ersteren bei der Verkürzung lediglich sich selbst bewegen, während die letzteren zugleich einen Widerstand zu überwinden, bez. einem entgegengesetzt wirkenden Zug das Gleichgewicht zu halten haben. Es vollzieht sich also bei der Arbeit, welche die an die Schleifen festgehefteten Fibrillen zu leisten haben, eine Strukturveränderung in ihnen, wodurch dieselben, genau genommen, erst jetzt zu Muskeln werden, während die indifferenten Polradien auf diesen Namen noch keinen Anspruch erheben können.

Die Bewegung der Elemente ist einzig und allein die Folge der Kontraktion der daran festgehefteten Fibrillen und die schließliche Anordnung derselben zur „Äquatorialplatte“ das Resultat der vermittelst dieser Fädchen ausgeübten gleichartigen Wirkung der beiden Archoplasmakugeln.

Daß die Archoplasmafibrillen die Bewegung der Schleifen beeinflussen, und zwar derart, daß sie dieselben ihrem Centrosoma nähern, das geht aus der Kontraktion dieser einerseits in ihrer

Kugel, andererseits an den Elementen befestigten Fädchen mit Notwendigkeit hervor. Allein es wäre denkbar, daß die Ausbildung der Spindel noch von anderen Kräften abhängig sei. Fragt man sich, welcher Art diese sein könnten, so läßt sich angesichts des Endresultats wohl nur eine, sei es anziehende, sei es abstoßende Fernwirkung der Kugeln auf die Elemente in Betracht ziehen. Prüft man jedoch die Anordnung der chromatischen Elemente in den verschiedenen Stadien und unter verschiedenen Bedingungen mit Rücksicht auf diese Frage, so läßt sich nicht der geringste Anhaltspunkt finden dafür, daß außer der Wirkung der Fibrillen noch andere Kräfte auf die jeweilige Lage der Schleifen von Einfluß seien. Mögen die Elemente mit einer oder mit beiden Kugeln, durch eine geringe oder große Zahl von Fasern verbunden sein: immer ist ihre Lage als das Resultat des Zuges dieser Fädchen erklärbar, während eine damit konkurrierende Kraft, welche die Wirkung der Fibrillen modifizieren würde, sich nirgends erkennen läßt. Ich habe schon oben auf die Wichtigkeit der Monasterfiguren in dieser Hinsicht aufmerksam gemacht, da diese mit der Annahme einer Fernwirkung der Kugeln völlig unvereinbar sind.

Dürfen wir sonach für den ganzen Prozeß der Spindelbildung die Kontraktion der Archoplasmafibrillen verantwortlich machen, so leiten sich aus dem Zustandekommen eines stets gleichen Endresultats gewisse Eigenschaften dieser Fibrillen ab, die wir nun betrachten wollen. Um dieselben zu erkennen, dürfen wir uns nicht an die entstehende Figur halten, sondern müssen die fertige Spindel zu Rate ziehen; denn von dem Zustand, den wir in einem bestimmten Moment der Entwickelung fixieren, vermögen wir nicht von vornherein anzugeben, wie derselbe unter der bestehenden Kombination von Schleifen und Fibrillen sich zunächst weiterentwickeln würde, wir wissen nicht, ob eine Schleife in dem gegebenen Augenblick in Ruhe oder in Bewegung ist, wie groß die von beiden Kugeln ausgehenden Zugkräfte sind, und zu welcher Gesamtwirkung dieselben sich kombinieren. In der fertigen Spindel dagegen haben wir ein sicheres Maß der wirkenden Kräfte; denn hier ist die Bewegung zu Ende, es herrscht vollkommenes Gleichgewicht; die Kraft, die auf der einen Seite der Schleifen angreift, muß der der anderen Seite absolut gleich sein.

Wir haben oben gesehen, daß in der ausgebildeten Spindel an jede Seite einer Schleife vielleicht genau, jedenfalls aber nahezu die gleiche Zahl von Fibrillen herantritt, und daß jeder Abschnitt der Schleife von beiden Centrosomen gleich weit absteht. Da

hiernach zwei an entsprechende Punkte sich ansetzende Fädchen gleiche Länge besitzen und unter gleichen Winkeln angreifen, der zwischen ihnen eingeschaltete Schleifenabschnitt aber in Ruhe ist, so folgt daraus, daß zwei in entgegengesetzter Richtung wirkende Fibrillen von gleicher Länge einander das Gleichgewicht halten. Es läßt sich also ganz allgemein der Satz aussprechen: Fibrillen von gleicher Länge besitzen gleiche Stärke. Dieses Verhalten ist meines Erachtens nur möglich, wenn alle Archoplasmaradien beider Kugeln untereinander identisch sind, d. h. wenn dieselben bei gleicher Länge den gleichen Querschnitt besitzen und im gleichen Kontraktionszustand sich befinden. Die Beobachtung, soweit dieselbe bei so feinen Strukturen, die eine Messung nicht gestatten, in Betracht kommen kann, bestätigt diesen Satz. Die beiden ruhenden Archoplasmakugeln sind von gleicher Größe; auf jeden Radius muß annähernd die gleiche Zahl von Mikrosomen treffen. Bei der strahligen Ausbreitung der Kugeln in der Zellsubstanz besteht eine sehr deutlich erkennbare Korrelation zwischen der Länge eines Radius und der Reduktion der ihm zu Grunde liegenden Mikrosomen. In den äußerst regelmäßigen Polsonnen der Fig. 59 (Taf. III) besitzen alle Radien gleiche Länge und, soweit sich dies ermitteln läßt, gleiche Dicke, und alle zeigen das gleiche Verhältnis zwischen ihrem körnigen und ihrem fädigen Abschnitt. Auch die gleiche Dicke einander opponierter Spindelfasern, sowie die geringere Dicke der längeren peripheren Fasern gegenüber den axialen spricht für die Richtigkeit der gemachten Annahme. Dieselbe involviert den weiteren Satz: daß von zwei verschieden langen Fibrillen die längere weniger kontrahiert ist und demnach — nach einem allgemeinen Satz der Muskelphysiologie — die stärkere Wirkung auszuüben vermag.

Ich glaube, daß aus den aufgeführten Eigenschaften der chromatischen Elemente und der Archoplasmafibrillen und aus der Art, wie beide miteinander in Verbindung treten, die Anordnung der Schleifen zu einer in der Mitte der Verbindungslinie der Centrosomen auf dieser Geraden senkrechten Platte mit Notwendigkeit folgt. Dieses in allen Eiern gleiche Resultat wird jedoch in einem jeden unter anderen vermittelnden Bildern erreicht werden. Denn die anfängliche, äußerst wechselnde Lage der Schleifen zu den beiden Kugeln, der größere oder geringere Abstand aller oder einzelner Schleifen von einem oder von beiden Archoplasmakörpern, die bald sehr große, bald verschwindende Entfernung zwischen dem männlichen und weiblichen Schleifenpaar, die zum Teil durch diese Ver-

hältnisse bedingte zeitliche Differenz in der Ausbildung der Verbindung zwischen den Fibrillen und den einzelnen Schleifen, die oft lang dauernde einseitige Beziehung eines Elements zu nur einer Kugel, die anfangs verschiedene Zahl der auf jeder Seite sich anheftenden Fädchen — alle diese Momente, denen sich noch eine Reihe weiterer hinzufügen ließe, müssen eine unendliche Variabilität in den Bildern der Spindelentstehung zur Folge haben.

Aus dieser Mannigfaltigkeit können nur wenige spezielle Fälle herausgegriffen und mit Rücksicht auf die erkannten Kräfte näher betrachtet werden. Dabei werden sich einige weitere Folgerungen ergeben, die durch gewisse noch nicht besprochene Verhältnisse der Abbildungen ihre Bestätigung finden.

Setzen sich an eine Schleife nur Fibrillen von einer Kugel an, so werden, wenn diese Fädchen sich möglichst kontrahiert haben, die Anheftungsstellen alle gleich weit von dem Centrosoma entfernt sein; die noch unbesetzten Abschnitte der Schleife werden infolge ihres Zusammenhangs mit den angehefteten nachgezogen, bis auch an sie Fädchen herantreten, wodurch sie dem Zentralkörperchen ebenso genähert werden, wie jene. Dieses Resultat sehen wir in den Monasterfiguren (Fig. 62, 63) erreicht.

Ist eine Schleife von beiden Centrosomen gleich weit entfernt und mit beiden Polen durch die gleiche Zahl von Fibrillen verbunden, so wird dieselbe, wenn die Fädchen sich kontrahieren, in senkrechter Richtung gegen die Verbindungslinie der Zentralkörperchen bewegt; sie wird, in gleichem Abstand von beiden Polen, zur Ruhe kommen, wenn die attrahierenden Fädchen möglichst mit dieser Geraden zusammenfallen. Wäre die Verbindung mit jeder Kugel nur durch ein einziges Fädchen vermittelt, so wäre die Ruhelage des Elements dann erreicht, wenn diese beiden Fibrillen genau in eine Gerade, nämlich in die Spindelachse, fielen. In dieser Geraden müßten selbstverständlich auch die angehefteten Punkte der Schleife liegen, während die Lage aller übrigen Abschnitte gleichgültig wäre. Ist dagegen das Element beiderseits in ganzer Ausdehnung von Fibrillen besetzt, so muß jeder Abschnitt der Schleife von beiden Polen gleich weit entfernt sein; außerdem müssen die einzelnen Abschnitte — vorausgesetzt, daß nur ein einziges Element vorhanden wäre — zur Spindelachse symmetrisch gestellt sein.

Ist die Ruhelage der Schleife erreicht, so muß eine weitere Kontraktion der Fibrillen, falls dieselben hiezu Kraft genug besitzen, eine Annäherung der beiden Kugeln bewirken. Daß eine

solche in den meisten Fällen erfolgt, läßt sich durch eine Vergleichung der Entwickelungsstadien mit den fertigen Spindeln mit voller Sicherheit feststellen. So sind z. B. in Fig. 59 (Taf. III) die beiden Kugeln, die vor ihrer strahligen Umwandlung stets beträchtlich auseinandergerückt sind (Fig. 37 und 38), einander so sehr genähert, als der ursprüngliche Radius der Kugel und die Dicke der Äquatorialplatte dies zuläßt. Allerdings scheint diese Verkürzung der karyokinetischen Figur erst zu einer Zeit zu erfolgen, wo die beiden Radiensysteme unter Vermittelung der chromatischen Elemente schon durch eine große Zahl von Fibrillen miteinander in Verbindung stehen.

Ist eine Schleife dem einen Pol bereits möglichst nahe gezogen und von dem anderen weit entfernt, und treten jetzt erst von dem letzteren Fibrillen an das Element heran (solche Fälle haben wir in extremster Form in den Monasterfiguren kennen gelernt), so genügt von diesem Pol schon eine geringere Zahl von Fädchen, als auf der anderen Seite angeheftet sind, um die Schleife ihm anzunähern und von dem anderen wegzuziehen; ist die Zahl der Fibrillen auf beiden Seiten gleich, so wird das Element bis in die Äquatorialebene herübergezogen, eine größere Zahl von Fädchen von seiten des anfangs entfernteren Poles bewirkt ein Überschreiten dieser Ebene gegen diesen Pol hin. Bedürfte es noch eines Beweises, daß die Spindelbildung nicht durch eine in die Ferne wirkende Attraktion bedingt ist, so könnte diese Erscheinung: daß der entferntere Pol eine stärkere Wirkung auszuüben vermag als der nähere, den letzten Zweifel hieran beseitigen. Die stärkere Kraft der entfernteren Kugel kann nur durch die Muskelaktion erklärt werden.

Wenn, wie es wohl vorkommen kann, bei der allmählichen Vermehrung der an eine Schleife herantretenden Fädchen bald der eine, bald der andere Pol in der Zahl voraus ist, so muß das Element bald diesem, bald jenem genähert werden, dazwischen die Äquatorialebene passieren. Die Gruppierung der Schleifen zur Äquatorialplatte wird also nicht kontinuierlich von ausgedehnteren Figuren zu immer flacheren führen, sondern es wird unter Umständen schon ein sehr frühes Stadium, bei Profilbetrachtung, die Elemente ziemlich flach zusammengelagert zeigen, ein späteres wieder über einen weiteren Bereich zwischen den Polen ausgedehnt, und dieser Formenwechsel kann sich mehrmals wiederholen, bis erst zuletzt, wenn jede Schleife die definitive Fibrillenzahl erhalten hat, die regelmäßige endgültige Lagerung in der Äquatorial-

ebene zustandekommt. Die Figuren 41 und 42, wenn sie auch nicht verschiedene Zustände eines und desselben Eies darstellen, können doch illustrieren, wie in dem unzweifelhaft späteren und ausgebildeteren Stadium (Fig. 42) die chromatischen Elemente bei Profilansicht einen breiteren Raum einnehmen, also der Äquatorialplatte ferner zu stehen scheinen als die des früheren. Könnte man die Entstehung der Spindel an lebenden Eiern verfolgen, so würde man wohl — abgesehen von den in der Zahl und schließlichen Anordnung der Schleifen begründeten Unterschieden — den von FLEMMING bei Salamandra an lebenden Zellen beobachteten Formenwechsel konstatieren, der auf Seite 212 des Hauptwerkes mit den Worten beschrieben ist: „Der Stern breitet sich in sehr langsamen Intervallen gleichmäßig durch den Mittelraum der Zelle aus und zieht sich dann wieder in eine flachere Form zusammen, und zwar immer so, wie die Folge lehrt, daß die Abflachung der Äquatorialebene entspricht.“ Ich halte es für möglich, daß dieser Erscheinung bei Salamandra die geschilderten Verhältnisse zu Grunde liegen.

Es kann vorkommen, daß eine Schleife, die mit einem Pol durch Fibrillen verbunden ist, diesem Pol ohne eine Thätigkeit der verbindenden Fädchen genähert wird. Dieser Fall muß eintreten: 1. wenn der betreffende Pol in der oben dargelegten Weise durch Vermittelung anderer Elemente seinem Gegenüber und dadurch auch jener Schleife genähert wird, 2. wenn eine Schleife so zu beiden Kugeln gelagert ist, daß die von beiden Seiten herantretenden Fibrillenbündel einen spitzen Winkel miteinander bilden; hier muß die Kontraktion der einen Seite allein die Schleife zunächst auch dem anderen Pol näher bringen. Sind nun die Fibrillen dieses Poles nicht imstande, sich in derselben Zeit dieser Annäherung entsprechend zu verkürzen, so müssen sie gebogen werden, und zwar im letzteren Fall immer gegen den anderen Pol hin. Eine solche Krümmung ganzer Fibrillenbündel ist nun nicht ganz selten zu beobachten; sowohl in Fig. 56 (Taf. III) als auch in Fig. 41 (Taf. II) ist dieselbe sehr ausgeprägt zu erkennen. Ich glaube, daß sie in beiden Fällen in der an zweiter Stelle genannten Weise zu erklären ist. Daß in Fig. 41 der Winkel, den die in Frage kommenden Fibrillenbündel miteinander bilden, kein spitzer zu sein scheint, rührt daher, daß das Element, an welches sie herantreten, ziemlich weit vor der Ebene, welche der Zeichnung zu Grunde liegt, seine Lage hat.

Es wurde oben schon hervorgehoben, daß jedes einzelne Element infolge der Kontraktion der sich beiderseits festsetzenden Fädchen möglichst in die Umgebung der Spindelachse hereingezogen wird; denn jeder Abschnitt einer jeden Schleife hat das Bestreben, mit dieser Geraden zusammenzufallen. Kann dieses Bestreben auch nicht realisiert werden, so müssen doch gewisse Konsequenzen desselben in der fertigen Äquatorialplatte sichtbar sein. Zunächst müssen die vier Schleifen möglichst nahe um die Spindelachse zusammengedrängt werden. Wir haben bei der Betrachtung der fertigen Spindel schon gesehen, daß dies in der That der Fall ist. Denn wenn auch die Elemente und die einzelnen Abschnitte eines und desselben Elements einen gewissen Abstand voneinander innehalten, so ist es doch, sobald man diesen Abstand als unüberschreitbar annimmt, ganz offenbar, daß sich die Elemente einander möglichst zu nähern suchen. Niemals findet man größere Lücken zwischen den einzelnen Abschnitten, sondern stets sind die vier Schleifen so ineinander geschmiegt, daß sie die durch die peripher gelegenen Punkte umgrenzte Fläche in ganz gleichmäßiger Verteilung ausfüllen. Weiterhin folgt aus der Kontraktilität der Spindelfasern, daß die peripher gelegenen Abschnitte in einer gegen die Spindelachse senkrechten Richtung auf die zentralen einen Druck ausüben — derselbe muß sich über die Abstände zwischen den Elementen fortpflanzen — der um so stärker ist, je weiter ein Abschnitt von der Spindelachse absteht. Steht einem solchen Teil auf der entgegengesetzten Seite nicht ein ebenso stark nach innen drängender Abschnitt gegenüber, so wird jener erstere der Spindelachse sich nähern und die in dieser Richtung gelegenen Schleifenabschnitte so weit auf der anderen Seite hinausdrücken, bis das Gleichgewicht hergestellt ist. Aus diesem in der Äquatorialplatte herrschenden, von allen Seiten radial gegen die Spindelachse gerichteten Druck ergiebt sich notwendig jenes oben schon betonte Verhalten, daß in der fertigen Spindel die annähernd kreisförmige Äquatorialplatte in ihrem Zentrum von der Spindelachse geschnitten wird.

Es fragt sich, wie es kommt, daß die Schleifenenden stets die Peripherie der Äquatorialplatte einnehmen. Einmal mag hierzu der Umstand beitragen, daß die ersten Spindelfasern sich sehr häufig an den mittleren Abschnitt der Schleife anheften, so daß dieser von Anfang an der Spindelachse am nächsten kommt, und zweitens könnte die beträchtliche Verdickung der Schleifenenden und deren deshalb größerer Widerstand gegen den Zug der Fibrillen

für die in Rede stehende Anordnung von Bedeutung sein. Ob diese Erklärung ausreicht, lasse ich dahingestellt sein.

Schließlich bliebe noch zu untersuchen, ob die Nebeneinanderlagerung der Elemente in der Äquatorialplatte, welche für eine reguläre Teilung unerläßlich ist, durch die im Vorstehenden dargelegten bei der Spindelbildung wirksamen Faktoren erklärt werden kann, oder ob eine bestimmte Einrichtung angenommen werden muß, welche jene Anordnung garantiert. Diese Frage läßt sich mit Bestimmtheit dahin beantworten, daß eine solche Einrichtung nicht existiert. Denn es kommen, wenn auch sehr selten, Eier zur Beobachtung, wo in der völlig ausgebildeten Äquatorialplatte eine Kreuzung zweier Schleifen wirklich besteht. Ein solcher Fall findet sich bei van Beneden in Fig. 22 (Taf. XIXbis), und wenn sich von diesem auch nicht mit Bestimmtheit angeben läßt, ob die Ausbildung der Fibrillen schon so weit gediehen ist, um diese Lagerung zu einer definitiven zu machen, so kann ich dies um so sicherer für ein von mir beobachtetes und in Fig. 61 (Taf. III) abgebildetes Ei behaupten, wo die Kreuzung zweier Schleifen in der fertigen Äquatorialplatte, also nach Ausbildung aller Spindelfasern zu sehen ist. Es ist einleuchtend, daß eine geregelte Verteilung der Tochterelemente dieser beiden Schleifen nicht möglich ist. Betrachten wir die Äquatorialplatte von dem einen Pol, so kann zu diesem nur das von der höher gelegenen Schleife stammende Tochterelement gelangen, zu dem unteren nur das von der tiefer gelegenen; die beiden anderen, d. h. von der oberen Schleife das dem unteren Pol, von der unteren das dem oberen Pol bestimmte Element halten sich gegenseitig fest und können ohne Zerreißung des einen nicht an ihren Bestimmungsort geführt werden. Es läßt sich nun einsehen, daß eine solche abnorme Anordnung auch ohne die Annahme besonderer hindernder Kräfte nur ausnahmsweise eintreten kann. Dieselbe setzt eine bestimmte Lagerung der beiden Elemente sowohl untereinander als gegen die beiden Archoplasmakugeln, und außerdem ein räumlich und zeitlich ganz spezifisches Verhalten der ersten sich festheftenden Fibrillen voraus, d. h. ein Zusammentreffen verschiedener Umstände, das sich nur sehr selten verwirklichen wird. Die Kreuzung kann nämlich nur dann eintreten, wenn die Fibrillen des einen Poles an ein Element zunächst in zwei getrennten Zügen herantreten, wenn weiterhin dieses Element zwischen den beiden Anheftungsstellen der Fibrillen von einem anderen dem Pol näher gelegenen gekreuzt wird, und wenn endlich an dieses von dem anderen Pol

zwei Fibrillenbündel herantreten, welche das erstere Element zwischen sich fassen. Schon der Umstand, daß die Verbindung der Fibrillen mit den Schleifen in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle sich zunächst an einem einzigen Punkt ausbildet und von hier successive nach beiden Seiten weiterschreitet, muß die Kreuzung zweier Elemente in der Äquatorialplatte im allgemeinen unmöglich machen.

Nachdem wir die karyokinetische Figur bis jetzt für sich allein in ihrer allmählichen Ausbildung verfolgt haben, erübrigt noch, dieselbe in ihren räumlichen und dynamischen Beziehungen zum ganzen Eikörper zu betrachten. Wie oben erwähnt, liegen die beiden Archoplasmakugeln zur Zeit ihrer radialen Differenzierung der Oberfläche des Eies meistens sehr nahe (Fig. 39) und sind ungefähr gleich weit von derselben entfernt. Aus dieser oberflächlichen Lagerung folgt die anfangs häufig so stark ausgeprägte einseitig exzentrische Gruppierung der chromatischen Elemente zur Verbindungslinie der beiden Centrosomen. Während der Ausbildung der Spindel rücken die beiden Kugeln stets etwas tiefer ins Eiinnere vor, eine Verschiebung, die wahrscheinlich auf den Einfluß der sich kontrahierenden Spindelfasern zurückzuführen ist. Relativ selten fällt die Achse der ausgebildeten Spindel mit einem Durchmesser des Eies zusammen; die gewöhnliche Lagerung ist etwa die in Fig. 67 (Taf. IV) von einem späteren Stadium dargestellte. Die Entfernung der Centrosomen von der Oberfläche ist auch in der fertigen Spindel meistens eine gleichmäßige (Fig. 44a); die Äquatorialplatte fällt in einen größten Kreis des Eies. Ausnahmsweise allerdings findet sich der eine Pol der Oberfläche beträchtlich genähert, wodurch eine ungleiche Größe der beiden primären Furchungskugeln bedingt ist.

In der einheitlichen Figur, die durch die Verbindung der beiden Radiensysteme vermittelst der dazwischen eingeschalteten chromatischen Elemente entstanden ist, tritt ein spezifisch ausgebildeter Hauptteil hervor, der, nachdem wir durch van Beneden und Neyt die „cônes antipodes“ (siehe oben) kennen gelernt haben, sich als ein Kompositum aus vier Kegeln darstellt, deren Achsen in eine nach van Beneden und Neyt gekrümmte, schließlich, wie ich vermute, jedoch stets gerade Linie fallen. Ich habe diese aus den ursprünglich nach allen Richtungen gleichartig entwickelten Radiensystemen in bestimmter Weise differenzierten Sektoren mit

Benützung der Angaben der genannten Forscher in Fig. 64 (Taf. III) schematisch dargestellt. Die beiden inneren Kegel: die Spindelhälften, stoßen mit ihrer Basis aneinander, die beiden äußeren: die cônes antipodes, berühren mit ihrer Grundfläche die Membran des Eies; je ein innerer und ein äußerer sind mit ihrer Spitze in einem der beiden Centrosomen aneinandergefügt. Alle vier Kegel stehen in einem kontinuierlichen Zusammenhang: je ein innerer und ein äußerer sind nur entgegengesetzt gerichtete, stärker entwickelte Sektoren eines und desselben Archoplasmasystems, die beiden inneren sind miteinander durch die chromatischen Elemente verbunden. Die Polkegel (cônes antipodes) sind mit ihrer Basis an die Membran des Eies festgeheftet, was sich mit Sicherheit daraus ergiebt, daß dieselben hier eine zirkuläre Furche erzeugen (van Beneden und Neyt; an meinen Eiern, die in ihrer Form nicht gut erhalten sind, ist dieselbe nicht deutlich ausgeprägt). Die Furche beweist, daß die Stellen, an welche die Fibrillen der Polkegel sich anheften, unter einem gewissen in der Richtung dieser Fädchen wirkenden Zug stehen. Da ein solcher nicht von einem beschränkten Teil der einheitlichen Figur ausgehen kann, sondern sich in deren ganzer Länge von einem Ende zum anderen gleichmäßig fortpflanzen muß, so folgt aus der Existenz der beiden Polfurchen (cercles polaires der belgischen Forscher), daß der zwischen denselben sich erstreckende fibrilläre Körper in einem Zustand gleichmäßiger Spannung sich befindet. Die Fibrillen der Polkegel sind wohl als Muskelfibrillen zu betrachten, gerade wie die Spindelfasern, mit einer ihrer Ausdehnung und Menge entsprechenden Kontraktionskraft ausgestattet. Indem dieselben mit ihrem einen Ende an der Oberfläche des Eies befestigt sind, mit dem anderen die Spindel zwischen sich fassen, werden sie durch ihr Kontraktionsbestreben die Spindelpole voneinander zu entfernen suchen, und diese Tendenz muß jedenfalls die Wirkung haben, daß die Spindelachse länger ist, als sie es ohne das Vorhandensein der Polkegel sein würde. Je stärker diese ausgebildet sind, um so höher muß die Spindel werden, und vielleicht sind die Variationen, die wir in dieser Hinsicht kennen gelernt haben, auf Rechnung einer verschieden starken Entwickelung der cônes antipodes zu setzen. Eines aber muß, wie gesagt, aus der ganzen Anordnung folgen: daß alle an der Figur teilnehmenden Fibrillen, wie die Sehne eines Bogens, in einem gewissen Grade von Spannung gehalten werden, daß sie sich, mit anderen Worten, mehr oder weniger stark kontrahieren würden, wenn sie nicht

untereinander zu einem einheitlichen Strang verbunden wären und dieser nicht mit seinen Enden an der Membran der Zelle befestigt wäre. Könnte man die Figur in irgend einem Punkt durchschneiden, so würden die Teilstücke ihrem Kontraktionsbestreben Folge leisten und sich in der Richtung der Achse gegen die Membran des Eies zurückziehen.

Das Stadium der Äquatorialplatte, des „Aster" (FLEMMING), ist, wie überall, so auch bei unserem Objekt die weitaus am längsten dauernde Phase der Karyokinese, diejenige, die man in den Präparaten am häufigsten antrifft [1]). Es wird sich fragen, ob wir dieses Stadium überhaupt noch eine „Phase" nennen dürfen, nachdem FLEMMING [2]) diesen Begriff neuerdings mit Recht dahin präzisiert hat, daß es „das Wesen einer Phase ist, daß sie keine scharfen Grenzen hat". Denn das Stadium der Äquatorialplatte hat scharfe Grenzen. Es beginnt in einem bestimmten Moment und hört in einem ebenso scharf bestimmten auf. Die Äquatorialplatte bezeichnet einen Ruhezustand, ja vielleicht den Ruhezustand par excellence im Leben der Zelle. Sie ist erreicht, wenn die chromatischen Elemente eine solche Lage angenommen haben, daß die von entgegengesetzten Seiten ziehend auf dieselben wirkenden Kräfte sich das Gleichgewicht halten. Der Moment ihres Anfangs ist also ein ganz bestimmter, wenn er sich auch in der abgetöteten Zelle nicht mit Sicherheit fixieren läßt. Ebenso scharf, ja in gewisser Hinsicht noch schärfer ist die Abgrenzung unseres Stadiums nach der anderen Seite.

Die Äquatorialplatte ist das Resultat bestimmter Eigenschaften und Kräfte der an der Karyokinese beteiligten Zellenorgane und stellt den Endpunkt einer Bewegung dar, die kontinuierlich zu ihr hinführt. Ist die Äquatorialplatte erreicht, so ist die Bewegung zu Ende, es ist ein Zustand der Stabilität eingetreten, der

---

1) Wenn FLEMMING (Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle, Arch. f. mikr. An. Band XXIX) für die heterotypische Teilung der Spermatocyten von Salamandra angiebt, daß hier die „Metakinese auffallend lange dauert", daß „die Tonnenformen fast die Hälfte der Mitosen ausmachen" (p. 412), während der Aster wenig typisch ist (p. 406), so rührt dies, wie ich unten zeigen werde, daher, daß diese sog. Metakinese der Spermatocyten mit der sonst „Metakinese" benannten Phase nicht identisch ist, sondern der Äquatorialplatte des Ascarideneies, dem Aster der Epidermiszellen von Salamandra entspricht.

2) An dem sub 1) citierten Ort, p. 459.

in infinitum bestehen bleiben müßte, wenn nicht ein Faktor, der bisher gar keine Rolle gespielt hat, hinzuträte und von neuem Bewegung in die Figur brächte. Dieses neue Moment ist die Längsspaltung der chromatischen Elemente. Indem dieselbe so erfolgt, daß, wie van Beneden schon erkannt hat, von den beiden Tochterelementen einer Schleife jede nur mit der einen Spindelhälfte in Zusammenhang bleibt und somit die Verbindung zwischen den beiden Archoplasmasystemen, die ja durch die chromatischen Elemente vermittelt war, gelöst wird, erfährt der einheitliche zwischen den Polfurchen ausgespannte fibrilläre Körper eine vollständige Unterbrechung, und es muß nun jene Bewegung der beiden Hälften eintreten, die wir oben für eine solche „Durchschneidung“ aus den Eigenschaften der Archoplasmafibrillen abgeleitet haben. Dieser Moment der Trennung der Tochterelemente und des Wiederbeginns einer allerdings von der vorigen ganz verschiedenen Bewegung bezeichnet das Ende der Äquatorialplatte.

Die Spindelfasern und die Fibrillen der Polkegel, die bisher beiderseits fixiert und in Spannung gehalten waren, müssen sich kontrahieren. Die ersteren, viel mächtiger entwickelt, sind dem Zustand möglichster Verkürzung bereits weit näher als die letzteren.

Unter den Spindelfasern selbst besteht gleichfalls eine Differenz des Kontraktionszustandes, derart, daß die peripheren im Verhältnis ihrer Länge stärker gedehnt sind als die axialen. Die Zusammenziehung der einzelnen Fibrillen wird also keine gleichmäßige sein. Am stärksten werden sich die Fädchen der Polkegel kontrahieren, und somit die Centrosomen mit ihren Spindelhälften der Fixationsstelle dieser Fibrillen an der Oberfläche des Eies beträchtlich sich nähern. Gegen diese Verkürzung kann die der axialen Spindelfasern nur eine geringe sein, demgemäß die Höhe der Spindelkegel selbst nur relativ wenig abnehmen. Die peripheren Spindelfasern dagegen, die ja, wie wir oben gesehen haben, nur durch den Zug der auf der anderen Seite des chromatischen Elements angehefteten Fasern daran verhindert waren, sich auf die gleiche Länge wie die axialen zu verkürzen, können diesem Bestreben jetzt ungehindert Folge leisten, der Kegel, den die Spindelfasern bisher darstellten, muß zum Kugelsektor werden, und die zunächst ebene Tochterplatte sich zur Kugelfläche krümmen, wie wir eine solche Anordnung in den Monasterfiguren kennen gelernt haben. Denn der ganze Vorgang, den wir hier betrachten,

ist ja im Grunde nichts anderes als eine Spaltung der Amphiasters in zwei Monasteren.

Eine Betrachtung der Teilungsfiguren bestätigt diese Folgerungen auf das vollkommste. Die Fig. 65, 67, 69 (Taf. IV) lassen deutlich erkennen, daß der Hauptanteil an der Entfernung der Tochterplatten voneinander auf die entgegengesetzt gerichtete Bewegung der ganzen Spindelhäften zurückzuführen ist, daß diese selbst in ihrer Achse sich nur sehr wenig verkürzen, successive stärker dagegen nach der Peripherie zu, so daß ihre Grundflächen und damit zugleich die daran festgehefteten Tochterplatten sich konkav gegen das zugehörige Centrosoma krümmen (vergl. auch die schematische Fig. 64 a, b, Taf. III). Es kann als eine der stärksten Stützen für die ganze Darstellung der Spindelentstehung, gleichsam als eine Probe auf die ausgeführte Rechnung gelten, daß die eigentliche Teilung, d. h. die geregelte Verteilung der chromatischen Elemente auf die beiden zu bildenden Tochterzellen sich aus dem in der Äquatorialplatte erreichten Gleichgewichtszustand und dem einzigen sichtbar neu hinzukommenden Moment: der Spaltung der Chromatinschleifen, mit Notwendigkeit ergiebt.

Betrachten wir nun den Teilungsvorgang in seinen Einzelheiten.

Das erste äußere Anzeichen für die Teilung der Kernelemente giebt sich in der Umformung der anfänglich cylindrischen Knäuelfäden in Bänder mit angeschwollenen Enden zu erkennen. Dieser Prozeß kann sich, wir wir gesehen haben, schon zu einer Zeit vollziehen, wo das Kernbläschen noch besteht (Fig. 24, Taf. I); spätestens tritt die Bandform der Elemente im Beginn der Spindelbildung hervor. Da die Linie, in welcher später die Spaltung des Bandes erfolgt, stets in der Mitte der Breitseite desselben verläuft, so ist schon in dem vorliegenden Stadium entschieden, welcher Bereich einem jeden der beiden Tochterelemente zu teil werden wird.

van Beneden (3) stellt den Teilungsvorgang der Chromatinschleifen so dar, daß sich die färbbare Substanz zunächst ringsum an die Oberfläche des Körpers konzentriert, also gleichsam eine Röhre formiert, deren Hohlraum von einer weniger färbbaren Substanz eingenommen wird; daß diese Röhre sich sodann in der Mitte der Breitseiten des Bandes spaltet, und daß nun die beiden Hälften sich gegen die Schmalseiten desselben zurückziehen. So entstehen zwei parallele Fäden, die durch eine schwächer tingier-

bare Substanz (VAN BENEDEN's „lame intermédiaire") zusammengehalten werden (pag. 327).

Nach meinen Beobachtungen wird dieses Resultat auf etwas andere Weise erreicht. Die Spaltung wird dadurch eingeleitet, daß sich in der Mitte jeder Breitseite einer Schleife in deren ganzer Länge eine Furche ausbildet, wodurch der Querschnitt, der vorher stäbchenförmig war, nun bisquitförmig eingeschnürt erscheint (Fig. 44 a). Diese eingeschnürte verdünnte Partie macht bei der Betrachtung des Bandes von der breiten Seite den Eindruck, als sei sie weniger stark gefärbt, ja schließlich erscheint dieselbe vollkommen farblos (Fig. 57, Taf. III), sei es nun, daß sich die Tinktion wegen der starken Verdünnung nicht mehr nachweisen läßt, sei es, daß sich alle färbbare Substanz der Schleife gegen die Ränder zurückzieht, und nun zwischen den beiden so gebildeten Schwesterfäden eine achromatische Lamelle (VAN BENEDEN's „lame intermédiaire) zurückbleibt.

Die Längsspaltung ist eine selbständige Lebensäußerung, ein Fortpflanzungsakt der chromatischen Elemente. VAN BENEDEN und NEYT (14) scheinen es für möglich zu halten, daß die Spaltung erst passiv in der Spindel durch die von beiden Seiten ziehenden Fibrillen hervorgerufen werde (pag. 67). Das ist sicher nicht der Fall, wenn auch diese Frage bei Ascaris megalocephala nicht so leicht zu entscheiden ist wie in vielen anderen Fällen. Es liegt ja bereits eine nicht unbeträchtliche Zahl von Beispielen vor dafür, daß die Spaltung der Chromatinelemente schon zu einer Zeit sich vollziehen kann, wo von der Spindel noch nicht die geringste Spur nachzuweisen ist: ja wir haben sogar bei der Richtungskörperbildung von Ascaris megalocephala im ersten Heft dieser Studien gesehen, daß sich in den Elementen eine Spaltung vorbereiten kann, die erst bei der zweitfolgenden Zellteilung wirklich zum Vollzug gelangt. Bei der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala ist es dagegen die Regel, daß die Längsspaltung erst dann zur Ausbildung kommt, wenn die vier Schleifen bereits ihre definitive Lagerung in der Äquatorialebene der Spindel eingenommen haben. Man begegnet sehr häufig fertigen Spindeln, deren Chromatinbänder noch keine Andeutung jener Einschnürung erkennen lassen, durch welche die Teilung eingeleitet wird; andere Eier des gleichen Stadiums zeigen das erste Auftreten der beschriebenen Furchen und die allmähliche Durchschnürung des einfachen Bandes in zwei Hälften. Diesen Befunden gegenüber ließe sich in der That die

Anschauung vertreten, daß die Verdoppelung der chromatischen Elemente durch den Zug der sich beiderseits an dieselben festheftenden Fibrillen verursacht sei.

Allein es läßt sich auch für unser Objekt, wenn auch selten, so doch mit voller Sicherheit, der Nachweis führen, daß die Teilung nicht auf diese passive Weise zustandekommt. Ich habe in Fig. 57 (Taf. III) ein Ei abgebildet, wo die Spindel eben in Bildung begriffen ist und in dem sich die Spaltung der Elemente bereits aufs deutlichste zu erkennen giebt. Die chromatische Substanz ist zu parallelen Fäden auseinandergerückt, die durch ein achromatisches Verbindungsstück zusammengehalten werden, und zwar ist es bemerkenswert, daß dieser Prozeß in allen vier Schleifen genau gleich weit gediehen ist. Besonders die rechts oben gelegene Schleife, an die erst von dem einen Pol Fibrillen herantreten, stellt es außer Zweifel, daß die Teilung nicht durch den Zug der Spindelfasern bedingt sein kann, sondern als ein Lebensprozeß der Schleifen zu betrachten ist, von gleicher Selbständigkeit wie die Teilung einer Zelle oder eines vielzelligen Organismus.

Von dieser eigentlichen, wesentlichen T e i l u n g, der Spaltung des Elements in zwei Tochterelemente, ist jedoch scharf zu unterscheiden die T r e n n u n g dieser beiden Hälften, d. h. eine so völlige Unterbrechung des Zusammenhangs zwischen beiden, daß sie, wenn sie frei beweglich wären, in ganzer Länge auseinanderfallen würden. Das Ascariden-Ei ist in dieser Hinsicht weniger lehrreich als jene Zellen, in denen die Teilung der Elemente schon viel früher hervortritt. Wie lange dieselbe auch bestehen mag: die vollkommene T r e n n u n g erfolgt stets erst in der fertigen Spindel; ja, die Tochterelemente mögen, wie es vorkommt (heterotypische Teilung), bereits in ganzer Länge auseinandergewichen sein, an dem einen Ende wenigstens bleiben sie in Zusammenhang, bis sie ihre Gleichgewichtslage in der Spindel erreicht haben. Die Bedeutung dieses Verhaltens ist leicht einzusehen. Würden die Tochterelemente bereits vollkommen voneinander gelöst sein, ehe sie in die Spindel eingetreten sind, d. h. ehe jeder der beiden Schwesterfäden mit einem anderen Pol in Verbindung gebracht ist, so wäre der ganze in den betrachteten Vorgängen der Spindelentstehung sich so klar offenbarende Zweck: die geregelte Verteilung der beiden Hälften eines jeden Elements auf die beiden zu bildenden Tochterzellen, verfehlt. Es muß also geradezu unmöglich gemacht sein, daß die Trennung der Tochterelemente früher erfolgt. Wie dies erreicht wird, ob es sich um ein zeit-

liches Zusammentreffen handelt, derart, daß die Elemente mit ihrer völligen Durchschnürung nicht eher fertig werden, als bis sie in die Spindel eingelagert sind, oder ob die Trennung erst durch die Einwirkung der Spindelfasern veranlaßt wird, — auf diese Frage werde ich unten noch einmal zurückkommen, nachdem wir zuvor den Prozeß des Auseinanderweichens der Tochterplatten in seinen Einzelheiten betrachtet haben.

Das früheste Stadium, welches ich von der Trennung der Tochterplatten beobachtet habe, ist das in Fig. 65 (Taf. IV) dargestellte. Die beiden Hälften aller vier Schleifen sind genau gleich weit auseinandergerückt, die einfache Äquatorialplatte ist in zwei parallele Platten von halber Dicke gespalten, deren Abstand voneinander ungefähr dieser Dicke gleichkommt. Nur an ihren Rändern krümmen sich die beiden Platten gegeneinander, was daher rührt, daß die verdickten Enden je zweier Schwesterschleifen sich noch gar nicht voneinander entfernt haben, obgleich die Teilung auch hier vollkommen durchgeführt ist, wie der schmale, völlig farblose Zwischenraum zwischen den zusammenhängenden Enden beweist. Zwischen je zwei Schwesterschleifen erkennt man im optischen Querschnitt eine feine achromatische Verbindungsbrücke als Ausdruck einer sehr zarten Lamelle, welche die beiden Tochterelemente noch miteinander verbindet. Es ist dies die gedehnte „lame intermédiaire" van Beneden's, die jedoch an meinen Präparaten die ihr von dem genannten Forscher zugesprochene Tinktionsfähigkeit nicht besitzt. Zwischen den Schleifenenden läßt sich wegen des zu geringen Abstandes eine solche Verbindung nicht nachweisen; ohne Zweifel besteht sie aber auch hier, und zwar vermutlich in größerer Stärke als zwischen den mittleren Abschnitten der Elemente.

Die folgenden Figuren 67 und 69 (Taf. IV) zeigen, daß der von van Beneden schon beschriebene Zusammenhang der Schleifenenden auch bei weiterer Entfernung der Tochterplatten fortbestehen kann. Die mittleren Abschnitte der vier Tochterschleifen bilden jederseits eine Platte, die, wie die Figuren lehren, zu einer Kugelfläche gekrümmt ist, deren Mittelpunkt ungefähr mit dem zugehörigen Centrosoma zusammenfällt. Von den Rändern jeder Platte ziehen bis zu acht Chromatinfäden (die Schleifenenden) gegen den Äquator, wo sie mit den entsprechenden Enden der anderen Seite zusammentreffen und mit diesen, wie früher, durch eine achromatische Brücke verbunden sind. Die Gesamtheit der chromatischen Elemente erhält so annähernd die Form einer Tonne.

Der Winkel, unter dem die Schleifenenden von den Platten abbiegen, ist in der Regel, besonders auf späteren Stadien, ein ziemlich scharfer, meist stumpf, manchmal nahezu ein rechter (Fig. 69 und 80 b). Die Dauer des auf diese Weise vermittelten Zusammenhangs zwischen den beiden Tochterplatten ist für die einzelnen Schleifenenden eine sehr verschiedene (Fig. 69, 80 b, 87). Die zusammengehörigen Schwesterfäden können sich mit einem oder mit beiden Enden schon frühzeitig voneinander loslösen; dann sieht man in vorgerückteren Stadien (Fig. 69) diese Enden nur als kurze Zapfen von jeder Platte gegen den Äquator herabreichen und gegen annähernd gleich lange von entsprechender Stelle der anderen Platte ausgehende Fadenenden hinweisen. Zwischen anderen Schwesterschleifen persistiert die Verbindung sehr lange (Fig. 69), ja sie kann noch bestehen, wenn sich die Tochterelemente bereits in das Gerüst des ruhenden Kerns umgewandelt haben (Fig. 73). Endlich kommt es, wenn auch nach meinen Erfahrungen sehr selten, vor, daß die Trennung der vier Schleifenpaare sich von Anfang an in ganzer Länge vollzieht, so daß die vier Tochterschleifen jeder Seite mit allen ihren Abschnitten nahezu in eine Ebene zu liegen kommen (Fig. 79). Sowohl aus diesen Fällen, als auch schon aus der Variabilität in der Dauer des Zusammenhangs der einzelnen Enden geht deutlich hervor, daß diese Verbindung als etwas ganz Nebensächliches zu betrachten ist.

Zu dem gleichen Resultat kommen auch van Beneden und Neyt in ihrer vorläufigen Mitteilung (14), wo diesen Verhältnissen eine ziemlich ausführliche Darstellung gewidmet ist; die beiden Forscher haben gleichfalls bald Trennung in ganzer Länge, bald Zusammenhang an den Enden konstatiert (pag. 39). In der Erklärung, die sie für diese Variabilität aufstellen, kann ich ihnen jedoch nicht beistimmen. So viel kann ja nicht zweifelhaft sein, daß das Fortbestehen des Zusammenhangs der Enden in einer stärkeren und länger persistierenden Verkittung dieser Stellen gegenüber den mittleren Abschnitten der Schleifen seinen ersten Grund haben muß. Das zweite Moment dagegen, das van Beneden und Neyt für die Tonnenformen verantwortlich machen: das Fehlen oder die schwache Entwicklung der Spindelfasern an den Schleifenenden, kann ich, wenigstens für meine Präparate, nicht gelten lassen. Ich habe schon oben hervorgehoben, daß in der außerordentlich überwiegenden Mehrzahl der mir vorliegenden Eier mit fertiger Äquatorialplatte jede Schleife bis an ihre äußersten Enden

von Spindelfasern besetzt ist (Fig. 44a), und daß weiterhin zwar die peripheren Fibrillen etwas dünner sind als die axialen, daß dieselben aber gerade darum eine größere Kraft — worauf es in diesem Fall ja ankommt — besitzen müssen. Da nun die Eier mit Tonnenformen gleichfalls gegen solche mit in ganzer Ausdehnung getrennten Tochterplatten weitaus in der Mehrzahl sind, so kann die Erklärung der belgischen Forscher nicht zulässig sein. In der That läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß die Tonnenformen nicht darin ihren Grund haben, daß an den Schleifenenden der Zug der Fibrillen mangelt oder schwächer ist, sondern darin, daß die zusammenhängenden Enden in dem Maße, als die Tochterplatten auseinanderweichen, sich verlängern. Die von den Platten abbiegenden Fadenabschnitte sind nicht die ursprünglichen Schleifenenden, sondern Verlängerungen dieser Enden auf Kosten der früher hier vorhandenen Anschwellungen.

Wir haben während der Spindelentstehung und in der fertigen Spindel gesehen, daß die chromatischen Elemente an ihren Enden keulenförmig verdickt sind; wir erkennen das gleiche Verhalten noch in den Tochterplatten der Fig. 65b. Je weiter zwei Schwesterfäden mit verbundenen Enden auseinandergerückt sind, um so mehr nehmen diese Anschwellungen ab, und schließlich sind die Schleifenenden ebenso zart, ja unter Umständen noch feiner als die mittleren Abschnitte der Elemente (Fig. 69, 80b). Umgekehrt: je früher der Zusammenhang der Enden unterbrochen wird, um so dicker sind die gegen die Aquatorialplatte gerichteten Endabschnitte, was besonders aus Fig. 69 und 80b sehr klar zu ersehen ist. Die in den beiden Endplatten der Tonne verlaufenden Fadenabschnitte sind also noch genau ebenso lang wie die vier Schleifen der Aquatorialplatte; sie haben nur ihre Anschwellungen verloren, indem diese in die Bildung der meridianen Verbindungen aufgegangen sind.

Man könnte gegen diese Erklärung vielleicht aus meinen eigenen Figuren den Einwand schöpfen, daß ja hier die auseinandergerückten Tochterplatten wesentlich kleiner sind (Fig. 67 und 69) als im Moment ihrer Trennung (Fig. 65), was wohl darauf zurückzuführen sei, daß die früheren Enden jetzt außerhalb der Platte verlaufen. Allein die polaren Ansichten dieser Tochterplatten beweisen, daß die Verkleinerung der Platte darauf beruht, daß die in derselben verlaufenden Fadenabschnitte sich unter vielfachen Knickungen und gegenseitigen Verbindungen dichter an-

einander geschmiegt haben, ein Verhalten, auf dessen Einzelheiten hier nicht einzugehen ist, da dasselbe als der Beginn der Rekonstruktion der Tochterkerne mit der Teilung direkt nichts zu thun hat. Auch jene Tochterplatten, welche sich gleich von Anfang an in ganzer Ausdehnung voneinander trennen, nehmen, je weiter sie auseinanderrücken, um so mehr an Größe ab (Fig. 79).

Noch in einem zweiten Punkt kann ich mich der Darstellung der belgischen Autoren nicht anschließen. Sie bezeichnen den Teilungsmodus mit Tonnenform als „heterotypisch", welchen Ausdruck FLEMMING für die Mitosen gewisser Generationen der Salamandra-Spermatocyten eingeführt hat, und sie folgen damit dem Vorgang des eben genannten Forschers, der die von ihm unter dem citierten Namen beschriebene Teilungsform mit den Befunden VAN BENEDEN's am Ei von Ascaris megalocephala in Parallele gestellt hat[1]). Ich kann diese Zusammenstellung nicht für gerechtfertigt halten.

Bei Ascaris megalocephala ist die Ringform der beiden Schwesterfäden passiv erzeugt durch den Zug der auseinanderweichenden Spindelhälften, in den Spermatocyten von Salamandra ist die Erreichung dieser Form ein selbständiger Akt der chromatischen Elemente, der sich (FLEMMING's Fig. 9, Taf. XXIII) vor der Ausbildung der Spindel vollzieht; dort ist die „Tonne" ein Bewegungsstadium und darum in ihrer Form kontinuierlich wechselnd, hier ein Ruhestadium (FLEMMING, pag. 412), der Gleichgewichtszustand der Spindel, und darum unveränderlich; bei Ascaris megalocephala wird die Tonnenform durch das gemeinsame, gleichzeitige Auseinanderweichen aller Tochterelemente, den eigentlichen Kernteilungsakt, erst hervorgerufen, in den Spermatocyten von Salamandra wird sie durch den Beginn dieses Prozesses beendigt.

Die einander entsprechenden Stadien beider Teilungsformen sind also nicht diese sich äußerlich ähnlichen Zustände, sondern die Tonnenform der Salamandra-Spermatocyten entspricht der Äquatorialplatte des Ascarideneies, FLEMMING's Fig. 22 und 23 (Taf. XXIV) meiner Fig. 44a, seine Fig. 24 meiner Fig. 44b, seine Fig. 26 ungefähr meiner Fig. 65a. Die Teilung des Ascarideneies fällt vollkommen unter das Schema der „gewöhnlichen Mitose", wo ja gleichfalls bei dem passiven Auseinanderweichen

---

1) FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX, p. 410.

der Tochterelemente eine „Tonnenform" zustandekommt (RABL, Fig. 18, Taf. IX, FLEMMING, Schema Fig. 3, Taf. XXVI)[1]).

Es läßt sich nun auch einsehen, warum im Ascaridenei die Tonnenform unwesentlich ist und fehlen kann, während sie bei FLEMMING's heterotypischer Teilung notwendig bestehen muß. Zur Zeit, wo bei Ascaris entweder die vollständige Trennung der Schwesterfäden in ganzer Länge oder ihr Übergang in die Ringform eintritt, ist jeder dieser Schwesterfäden längst mit einem der beiden Pole in Verbindung gebracht, die richtige Verteilung derselben demnach bereits gesichert. Nicht so in den Spermatocyten von Salamandra. Hier weichen die zunächst parallelen Schwesterfäden schon zu einer Zeit auseinander, wo von der Spindel noch nichts zu sehen ist; würden sie jetzt schon in ihrer ganzen Länge auseinanderfallen, so wäre ihre geregelte Vertheilung, wenigstens nach den Erfahrungen am Ascaridenei (siehe oben: Spindelentstehung), unmöglich. Sie müssen also mindestens mit dem einen Ende ihren Zusammenhang bewahren, bis sie in die Spindel eingetreten sind. Somit bleibt der heterotypischen Teilungsform ihre von FLEMMING begründete Selbständigkeit bewahrt, wenn ja auch, wie dieser Forscher selbst betont, ein prinzipieller Unterschied zwischen den verschiedenen bis jetzt bekannten Teilungsarten nicht besteht[2]).

Wenden wir uns nun zurück zur Mechanik der Teilung.

VAN BENEDEN hat bereits in seiner großen Abhandlung, auf Grund seiner Resultate über die Konstitution der Spindel, den Satz aufgestellt, daß das Auseinanderweichen der Tochterplatten, „la marche vers les pôles", auf die Kontraktion der an die Tochterelemente angehefteten Spindelfasern zurückzuführen sei, und er hat sich damit, wie ich glaube, das große Verdienst· er-

1) In den Epidermiszellen von Salamandra ist die Tonnenform allerdings nicht durch eine Verlängerung der verkitteten Schleifenenden, wie bei Ascaris, sondern, wie die verschiedenen Stadien der Karyokinese fast mit Sicherheit schließen lassen, dadurch zu erklären, daß hier die ziehenden Spindelfasern nur an den Winkel der Tochterelemente herantreten. Für die Richtigkeit dieser Anschauung sprechen ja direkte Beobachtungen FLEMMING's. — Ich werde übrigens auf alle diese Verhältnisse in einem allgemeinen Teil ausführlich zurückkommen.

2) Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, daß die heterotypische Teilung auch in den Hodenzellen von Astacus vorkommt, und daß FLEMMING vollkommen das Richtige getroffen hat, wenn er (l. c. p. 452) einen Teil der CARNOY'schen Bilder in dieser Weise erklärt.

worben, zum erstenmal ein richtiges Moment zur Erklärung der Teilungsmechanik aufgestellt zu haben. In der neuen, mit NEYT gemeinsamen Arbeit ist diese Anschauung festgehalten. Es ist dies zugleich, wie ich nicht unerwähnt lassen möchte, die einzige Phase der Karyokinese, welche die belgischen Forscher mechanisch zu erklären versuchen. Über die Ausbildung der Verbindung zwischen den Schleifen und den Archoplasmafädchen, über die allmähliche Entstehung der Spindel und das Zustandekommen der Äquatorialplatte finden sich auch in der neuen Abhandlung keinerlei Angaben.

Die Behauptung nun, daß die Trennung der Tochterplatten durch die Kontraktion der Spindelfasern bedingt sei, ist nur zum kleinsten Teile richtig. Denn es handelt sich bei dem Vorgang des Auseinanderweichens im wesentlichen nicht um eine Bewegung der Tochterelemente gegen die Pole, sondern um eine Bewegung der Pole selbst, die die mit ihnen verbundenen Chromatinfäden einfach nachziehen. Das geht aus meinen Fig. 65, 67, 69 (Taf. IV) aufs klarste hervor. Der Abstand eines jeden Zentralkörperchens von der zugehörigen Tochterplatte ist in allen Stadien des Auseinanderweichens annähernd der gleiche und ebenso groß als die Entfernung der Centrosomen von der noch ungespaltenen Äquatorialplatte (Fig. 44a). Dagegen nimmt der Abstand der beiden Zentralkörperchen voneinander, dem Auseinanderrücken der Tochterplatten entsprechend, immer mehr zu. Es muß zwar zugegeben werden, daß die Teilungsbilder der Fig. 65 bis 69 aus höheren Spindeln hervorgegangen sein könnten, als eine solche in Fig. 44a dargestellt ist; allein auch dann kann die Verkürzung der Spindelkegel, die ich ja nicht durchaus in Abrede stelle, keine beträchtliche und für die Erklärung der Entfernung der Tochterplatten ausreichende sein; denn die Achse der ruhenden Spindel ist in den mir vorliegenden Eiern häufig kürzer (Fig. 59) als in dem Ei der Fig. 44a, selten länger, bedeutend länger nie. Eine Entfernung der Centrosomen, wie sie in Fig. 67a erreicht ist, habe ich in einer ruhenden Spindel niemals beobachtet.

Übrigens läßt sich auch aus VAN BENEDEN's Taf. XIX[ter] entnehmen, daß der Hauptanteil an der Entfernung der Tochterplatten voneinander auf das Auseinanderrücken der ganzen Spindelhälften zurückgeführt werden muß. Die bereits weit voneinander entfernten Tochterplatten in Fig. 10 dieser Tafel sind den zugehörigen Centrosomen kaum näher gerückt, als wir sie in Fig. 4,

im Moment der Spaltung der Äquatorialplatte, von diesen Körperchen abstehen sehen.

Da für die Annahme einer abstoßenden Kraft zwischen den beiden Centrosomen kein Grund vorliegt, so wird das Auseinanderweichen derselben ausschließlich auf die Kontraktion der den Spindelfasern opponierten, an die Membran des Eies festgehefteten Polradien, also in erster Linie auf die Verkürzung der von VAN BENEDEN und NEYT entdeckten „cônes antipodes" zurückzuführen sein. Die belgischen Forscher schreiben den Fibrillen dieser Polkegel zwar auch einen gewissen Anteil an der Teilungsmechanik zu, aber nur insofern, als dieselben dem Zentralkörperchen einen Halt gewähren, damit dieses bei der Kontraktion der Spindelfasern nicht gegen den Äquator gezogen wird (p. 68).

Es läßt sich, wie ich schon oben hervorgehoben habe, aus der Konstitution, welche das in Fig. 64 a (Taf. III) schematisch dargestellte Fibrillensystem im Gleichgewichtszustand aufweist, mit Sicherheit der Satz begründen, daß bei einer Kontinuitätsunterbrechung des fibrillären Stranges, wie eine solche durch die Spaltung der Chromatinschleifen erreicht wird, die Fasern der Polkegel sich viel stärker verkürzen müssen als die Spindelfasern. Die letzteren formieren einen dichten Kegel, aus zahlreichen Fasern zusammengesetzt, die Polkegel dagegen sind so schwach entwickelt, daß sie an meinen Präparaten gar nicht als etwas Spezifisches nachgewiesen werden können. Jedes einzelne Fädchen dieser äußeren Kegel muß also viel stärker gespannt sein als die einzelne Spindelfaser und demgemäß, wenn die Spannung aufhört, sich auch entsprechend stärker kontrahieren. Gegen diese Verkürzung kann die der Spindelfasern kaum in Betracht kommen. Diese nehmen daher an der Auseinanderführung der Tochterplatten nur sehr geringen aktiven Anteil; ihre Hauptrolle besteht vielmehr darin, daß sie die Tochterelemente mit dem bewegten Centrosoma verbinden und dieselben dadurch zwingen, die Bewegung mitzumachen.

Damit wird auch die nicht ganz einfache Erscheinung verständlich, daß die vier Tochterelemente jeder Seite bei ihrer Wanderung mit allen ihren Abschnitten (soweit dieselben von Spindelfasern besetzt sind), in einer fast ebenen Fläche verbleiben. Sollte dieses Verhalten als Resultat der Kontraktion der Spindelfasern erklärt werden, so müßte man zu der Annahme greifen, daß alle vier Schleifenpaare mit allen ihren Abschnitten im gleichen Moment ihren Zusammenhang aufgeben. Denn wäre dies

nicht der Fall, wäre z. B. eine Schleife den anderen voraus, so müßten die durch die Spaltung entstandenen Hälften dieser Schleife einstweilen auseinanderweichen, während die anderen Paare ihren Zusammenhang noch bewahren. Und da eine solche zeitliche Differenz in der Lösung des Zusammenhangs zwischen zwei Schwesterfäden nachweisbar insofern besteht, als ja die Enden meist länger miteinander verkittet bleiben als die mittleren Abschnitte, so müßten die inneren Spindelfasern sich zunächst verkürzen, die peripheren dagegen ihre frühere Länge beibehalten, was, wie oben gezeigt worden, nicht der Fall ist. Die einzelnen Spindelfasern jeder Seite bewegen sich bei der Trennung der Tochterplatten nicht unabhängig voneinander, wie bei der Spindelentstehung, sondern sie wirken wesentlich als ein Ganzes; die Form des Kegels mit ebener Grundfläche, welche durch die Gesamtheit der von dem einen Archoplasmasystem an die vier Schleifen herantretenden Fibrillen in der Gleichgewichtslage dargestellt wird, bleibt auch in der Folge bestehen (Fig. 65, 67, 69), mit der einzigen Änderung, daß sich die anfangs ebene Grundfläche allmählich zu einer Kugelfläche um das zugehörige Centrosoma als Mittelpunkt krümmt.

Dieses Verhalten wird verständlich, nachdem wir den wesentlichen Faktor bei der Trennung und Entfernung der Tochterplatten in der Verkürzung der Polkegel erkannt haben, während die Spindelfasern, von denen die axialen den höchstmöglichen Grad von Verkürzung nahezu erreicht haben, fast nur als Verbindungsglieder eine Rolle spielen.

Dabei zeigt sich nun, daß die Polkegel nicht nur die Kraft haben, sich nach völliger Unterbrechung der Kontinuität zusammenzuziehen, sondern daß sie schon zu einer Zeit, wo die Verbindung der Schwesterfäden erst bis zu einem gewissen Grad gelöst ist, den noch bestehenden Widerstand zu überwinden vermögen, indem alle Abschnitte, die noch nicht getrennt sind, gedehnt werden. In dem Ei der Fig. 65 scheinen je zwei Schwesterschleifen noch in ganzer Ausdehnung durch eine feine achromatische Lamelle in Zusammenhang zu stehen, auf späteren Stadien besteht wenigstens häufig noch ein Zusammenhang der Schleifenenden, der, wie wir oben gesehen haben, durch Dehnung dieser Endabschnitte ermöglicht wird.

Damit erledigt sich jetzt auch die oben bereits berührte Frage, ob die völlige T r e n n u n g der Schwesterschleifen ein aktiver Prozeß der chromatischen Elemente ist, oder ob dieselbe passiv

durch die Bewegung der achromatischen Figur erfolgt. Darauf läßt sich nur so antworten, daß die völlige Kontinuitätstrennung zweier Schwesterfäden, wenn sie auch schließlich aktiv erreicht werden sollte, wenigstens für das Auseinanderweichen der Tochterplatten nicht notwendig ist und nicht abgewartet wird, da die sich kontrahierenden Polkegel Kraft genug besitzen, einen gewissen Zusammenhang zu überwinden und die noch bestehenden Verbindungsbrücken, auf die wir unten noch einmal zurückzukommen haben, zu dehnen, bis dieselben schließlich, sei es aktiv, sei es passiv, durchreißen.

An dieser Stelle mag noch ein im Grund als abnorm zu bezeichnendes Ei zur Sprache kommen, das geeignet ist, jeden Zweifel, der gegen die vorgetragene Teilungsmechanik vielleicht sich noch erheben könnte, schwinden zu machen. Dieses Ei, welches in Fig. 84 a (Taf. V) dargestellt ist, zeigt zwei schon ziemlich weit voneinander entfernte Tochterplatten mit je vier Schleifen, von denen ich jedoch, um das Bild durchsichtiger zu machen, nur drei gezeichnet habe. Wie sonst formieren die von Spindelfasern besetzten Schleifenabschnitte jederseits eine regelmäßige zum Pol konkave Platte; auffallend sind zunächst nur die feinen Chromatinfäden, welche in scheinbar ganz unregelmäßigem Verlauf kontinuierlich von der einen Platte zur anderen hinüberziehen. Einer deutlichen Beschreibung dieser Verhältnisse zuliebe habe ich die Tochterschleifen gleicher Abstammung mit den gleichen Ziffern (I, II, III) bezeichnet, die drei dem oberen Pol zugehörigen tragen den Index a, die drei übrigen den Index b.

Das Schleifenpaar I zeigt ganz die reguläre Anordnung, die wir überall in den normalen Teilungsfiguren beobachten konnten: die mittleren Abschnitte jeder Tochterschleife liegen in der Platte, die verlängerten gedehnten Enden biegen gegen den Äquator ab und sind gegen die entsprechenden Endabschnitte der Schwesterschleife gerichtet. Ganz die gleiche symmetrische Stellung läßt sich an dem nicht gezeichneten vierten Schleifenpaar konstatieren. Die Paare II und III dagegen verhalten sich abweichend.

Fassen wir zunächst das Paar II ins Auge, so sehen wir zwar die Tochterschleife II b völlig regulär und in ganzer Ausdehnung in ihrer Platte gelagert, die Schleife II a dagegen die normalerweise eine symmetrische Stellung einnehmen sollte, zeigt einen ganz anderen Verlauf. Nur der kleine Abschnitt des Schleifenwinkels nämlich findet sich an seiner richtigen Stelle, die beiden stark verlängerten und infolgedessen verdünnten Schenkel ziehen von hier in gestrecktem Ver-

lauf schräg gegen die andere Platte, wo ihre verdickten Enden mit denen der Schleife IIb noch verbunden sind.

Eine ähnliche Unregelmäßigkeit ist an dem Paar III zu erkennen. Hier zeigt die mit dem oberen Pol verbundene Tochterschleife IIIa eine reguläre Lagerung: der mittlere Teil der Schleife und das eine Ende liegen in der Platte, während das andere Ende, wie ja so häufig, winkelig gegen den Äquator abbiegt. Diesem Ende steht das entsprechende der Schwesterschleife IIIb ganz symmetrisch gegenüber, und auch der zunächst sich anschließende Schleifenabschnitt (in der Figur wegen der starken Verkürzung kaum hervortretend) zeigt einen regulären Verlauf; plötzlich aber giebt die Schleife ihre Lage in der Platte auf und zieht, sehr stark gedehnt, zur Schleife IIIa hinüber, wo ihr Ende mit dem entsprechenden Ende dieser letzteren Schleife noch in Zusammenhang steht.

Fragen wir, wodurch diese Unregelmäßigkeit bedingt ist, da wir doch sonst (und auch hier in dem Paar I) je zwei Schwesterschleifen völlig symmetrisch zu einander gestellt finden, so ergiebt sich die Antwort aus der Anordnung der Spindelfasern. Während im regulären Verlauf und so auch in dem vorliegenden Ei bei dem Paar I die beiden Schwesterfäden vollkommen gleichmäßig von Spindelfasern besetzt sind, sehen wir bei dem Paar II nur an die Tochterschleife b in ganzer Ausdehnung Fibrillen herantreten, die Schleife a dagegen nur durch drei Fädchen, welche an den Schleifenwinkel festgeheftet sind, mit ihrem Pol in Verbindung gebracht. Umgekehrt ist von dem Paar III nur die Schleife a in ihrer ganzen Länge von Spindelfasern besetzt, während von der Schwesterschleife b kaum die eine Hälfte einen Zusammenhang mit ihrem Archoplasmasystem aufweist.

Die Trennung der Tochterelemente hat hier also schon begonnen, ehe die Spindel fertig ausgebildet war, auf einem Stadium, das ich mit Zugrundelegung der Fig. 84a in Fig. 84b schematisch darzustellen versucht habe. Die Spannung der Teilungsfigur muß schon um diese Zeit stark genug gewesen sein, den zwischen den Schwesterschleifen bestehenden Zusammenhang zu überwinden, was ohne Zweifel in einer abnorm frühzeitigen Spaltung der chromatischen Elemente seinen Grund hat, die ja, wie oben berichtet, mit der Ausbildung der Spindel nicht genau Schritt hält. Ich erinnere hier an das oben beschriebene und in Fig. 57 (Taf. III) abgebildete Ei, wo ausnahmsweise schon während der Spindelentstehung die Teilung der Elemente vollzogen ist. Es scheint mir möglich, daß diese ganz außergewöhnlich frühzeitige Spaltung, wenn sich

das Ei hätte weiter entwickeln können, zu einem ähnlichen abnormen Teilungsbild geführt hätte, wie wir ein solches soeben kennen gelernt haben.

Die oben aus den normalen Figuren gefolgerte Teilungsmechanik wird durch das Ei der Fig. 84 a in der überzeugendsten Weise bestätigt. Wir erkennen auch hier, daß die beiden Spindelhälften als Ganzes auseinanderweichen, wir sehen weiterhin aufs klarste, daß direkt nur jene Abschnitte der Tochterelemente bewegt werden und die „Tochterplatte" formieren helfen, an welche Spindelfasern festgeheftet sind, während die übrigen Abschnitte nachgezogen und, falls sie mit denen der anderen Seite noch in Zusammenhang stehen, gedehnt werden.

Besonders in letzterer Hinsicht ist der Verlauf der Schleifenpaare II und III sehr charakteristisch und lehrreich. Wir haben sonst und auch in Paar I gesehen, daß, wenn überhaupt infolge eines länger bestehenden Zusammenhangs der Schleifenenden eine Dehnung erfolgt, diese sich an den Enden selbst vollzieht, auf Kosten der hier vorhandenen Anschwellungen. In unserem Fall dagegen zeigt nur das Paar III an dem einen Ende eine solche Verlängerung, während im übrigen die mittleren Schleifenabschnitte gedehnt sind. Diese Erscheinung findet ihre Erklärung darin, daß ganz allgemein die Dehnung an den nachgiebigsten Teilen sich vollziehen muß, und daß in dem vorliegenden Ei die am wenigsten widerstandsfähigen Teile in den von Spindelfasern nicht besetzten mittleren Schleifenabschnitten gegeben sind. Diese ersparen somit durch ihre Verlängerung sowohl den eigenen Enden als auch denen der Schwesterschleifen die Dehnung, und so erklärt es sich, warum trotz der lange andauernden Verkittung der Enden die Schleife IIIa nur auf der einen Seite, die Schleife IIb gar nicht aus ihrer Tochterplatte herausragt.

So gestatten die bei der Teilung als wirksam erkannten Faktoren auch von dem kleinsten Detail in der Anordnung der chromatischen Elemente Rechenschaft zu geben.

Haben die beiden Tochterplatten eine gewisse Entfernung voneinander erreicht, so wird zwischen denselben eine der Spindelachse parallele Streifung sichtbar, die unter dem Namen der „Verbindungsfasern" bekannt ist (Fig. 67, 69).

In meinen Präparten ist diese Struktur von einem Ei zum anderen in sehr verschiedenem Grade sichtbar, woran vielleicht eine verschiedene Einwirkung des Reagens schuld sein mag. In

manchen Eiern, in denen die Spindelfasern und Polradien gut konserviert sind, kann ich in dem von den Tochterelementen umschlossenen Bereich nicht die geringste Spur einer Streifung erkennen; der Raum erscheint vielmehr vollkommen homogen und ist durch seine Helligkeit vor allen übrigen Partieen des Eikörpers ausgezeichnet. Auch in jenen Präparaten, wo die Streifung am deutlichsten ausgeprägt ist, macht sie doch einen verschwommenen Eindruck und unterscheidet sich dadurch, wie auch durch schwächeres Lichtbrechungsvermögen und viel geringere Dichtigkeit, ganz scharf von den deutlich als distinkte Fibrillen verfolgbaren Spindelfasern.

Die Streifung erstreckt sich von der einen Tochterplatte kontinuierlich bis zur anderen ohne jede äquatoriale Unterbrechung oder sonstige Differenzierung; außerdem erfüllt sie den tonnenförmigen von den chromatischen Elementen gebildeten Raum in ziemlich gleichmäßiger Verteilung.

van Beneden läßt die Verbindungsfasern (filaments réunissants) dadurch entstehen, daß bei der Trennung der Schleifenenden nicht sofort eine völlige Unterbrechung eintritt, sondern die achromatische Grundlage der Elemente zwischen den beiden Schwesterfäden zu einem Faden ausgezogen wird und in diesem Zustand noch eine Zeit lang persistiert. van Beneden unterscheidet also die Verbindungsfasern ganz scharf und ausdrücklich von den Spindelfasern und beschränkt dieselben ausschließlich auf die Peripherie der Teilungsfigur, während die mittleren Abschnitte je zweier Schwesterschleifen durch die immer stärker gedehnte „lame intermédiaire“ in Zusammenhang stehen. „Les filaments (réunissants) constituent probablement des bordures aux lames intermédiaires...“ (pag. 342).

Die Anschauungen, die ich mir über die Natur der Verbindungsfasern gebildet habe, stimmen mit denen van Beneden's im wesentlichen überein. Vollkommen sicher scheint es mir zu sein, daß dieselben mit den Spindelfasern nichts zu thun haben, nicht allein auf Grund der oben dargelegten Konstitution der Spindel, sondern auch in Hinblick auf den ganz verschiedenen Habitus beider Bildungen und das völlige Fehlen der verbindenden Streifung in Eiern, in denen die Spindelfasern aufs beste erhalten sind. Denn wenn man auch annehmen wollte, daß in diesen Präparaten die Verbindungsfasern zerstört sind, so würde gerade diese Reaktion beweisen, daß dieselben etwas anderes sein müssen als die Archoplasmafibrillen.

Ich bin vielmehr mit van Beneden der Meinung, daß die in Rede stehenden Strukturen von den chromatischen Elementen ab-

geleitet und als gedehnte Verbindungsbrücken zwischen je zwei Schwesterfäden betrachtet werden müssen, nur mit dem Unterschied, daß ich nach meinen Präparaten diese Verbindung nicht allein zwischen den Schleifenenden, sondern zwischen allen Abschnitten je zweier Schleifen annehmen muß. Trotz dieser Differenz glaube ich meine Resultate doch mit denen VAN BENEDEN's fast vollkommen in Einklang bringen zu können, dadurch, daß ich die Streifung als den optischen Ausdruck der gedehnten und gefalteten „lame intermédiaire" betrachte. Wir haben diese Lamelle in Fig. 65 a zwischen den eben getrennten Schwesterfäden mit Sicherheit nachweisen können. Falls dieselbe nun, wie VAN BENEDEN nachgewiesen hat, beim weiteren Auseinanderweichen der Tochterplatten unter immer stärkerer Dehnung persistiert, so muß sie alle Biegungen und Knickungen, welche die Tochterelemente in Fig. 67 a, b und 69 a, b erkennen lassen, mitmachen und somit eine zur Spindelachse parallele Fältelung erleiden, die im optischen Längsschnitt der Spindel den Eindruck einer verschwommenen parallelen Streifung, den wir in der That bei dieser Ansicht bekommen, notwendig hervorrufen muß. Auch wäre es sehr wohl denkbar, daß die Lamelle bei fortgesetzter Dehnung sich parallel zur Spindelachse spaltet und in einzelne Fädchen zusammenzieht.

Die Verbindungsfasern VAN BENEDEN's sind demnach, wie er ja selbst hervorhebt, nichts anderes als die wahrscheinlich verdickten Ränder der Verbindungslamellen, und der Umstand, daß VAN BENEDEN im Innern der Figur die Streifung nicht beobachten konnte, rührt vielleicht daher, daß in seinen Präparaten die vier Tochterelemente, auch wenn sie schon beträchtlich von denen der anderen Seite entfernt sind, noch den sanft geschlängelten Verlauf meiner Fig. 65 bewahren, in welchem Falle natürlich die Streifung nur sehr undeutlich zum Vorschein kommen kann [1]).

Bezüglich der Gestaltung und gegenseitigen Stellung der Tochterplatten möchte ich schließlich noch auf die Fig. 72 (Taf. IV) und 87 (Taf. V) hinweisen, die erste, welche uns zeigt, daß die Gruppierung der vier Tochterschleifen von der regulären „Sternform" ebenso sehr abweichen kann, wie die der Mutterelemente (Fig. 60) in der Äquatorialplatte, die zweite, welche eine nicht

---

1) Ich will nicht unerwähnt lassen, daß nach meinen Erfahrungen die Verbindungsfasern in den karyokinetischen Figuren anderer Zellen eine von der hier gegebenen abweichende Erklärung fordern.

ganz selten zu beobachtende Verschiebung der beiden Platten gegeneinander erkennen läßt, derart, daß die eine, um die Verbindungslinie der Centrosomen als Achse, gegen die andere gedreht erscheint, wobei die noch miteinander verbundenen Schleifenenden aus ihrem ursprünglich meridianen Verlauf entsprechend abgelenkt worden sind.

In dem Maße, als die beiden Tochterplatten auseinanderweichen, nimmt die Polstrahlung an Ausdehnung ab, während ganz entsprechend die zentrale körnige Kugel an Größe und Deutlichkeit gewinnt: die Archoplasmafibrillen ziehen sich zusammen und wandeln sich dabei wieder in die körnigen Radien um, aus denen sie sich gebildet haben. Haben die Tochterplatten ihre definitive Lage, in welcher die Umbildung zum ruhenden Kern erfolgen wird, erreicht (Fig. 87, Taf. V), so hat jedes Archoplasmasystem annähernd wieder die Kugelform mit den in radialen Reihen gruppierten Mikrosomen angenommen, die wir vor der Entstehung der Spindel, zur Zeit, wo die beiden Kugeln ihre Thätigkeit beginnen, konstatieren konnten. Nur jener Sektor, an dessen Basis die chromatischen Elemente angeschmiegt sind, tritt noch als lichterer Ausschnitt mit verschwommen fibrillärer Struktur hervor (Fig. 87, Taf. V). Aber auch dieser Spindelsektor nimmt alsbald den Habitus der übrigen Kugel an. Indem um die vier Tochterelemente jederseits eine Kernvakuole entsteht, wovon im nächsten Abschnitt die Rede sein wird, lösen sich die Spindelfasern von den Schleifen los und gehen nun gleichfalls in den indifferenten körnigen Zustand über, so daß von jetzt an der Sektor, aus dem sie gebildet waren, in keiner Hinsicht, es sei denn durch die Orientierung zu dem entstehenden Kern, seine frühere spezifische Ausbildung und Funktion mehr verrät. So erkennen wir in Fig. 71 (Taf. IV), wo die Rekonstruktion der Tochterkerne vor kurzem begonnen hat, nach außen von jedem Kern und vollständig von demselben getrennt, eine annähernd kugelige Anhäufung von Archoplasma, von ganz der gleichen Größe und Struktur wie in Fig. 38, und von dem Zustand dieser Figur nur dadurch unterschieden, daß das Centrosoma, welches vor der Spindelentstehung zu einer relativ großen Kugel aufgequollen war, jetzt wieder zu einem kleinen, stark lichtbrechenden Korn zusammengeschrumpft ist, eine Umwandlung, die ja, wie wir oben gesehen haben, schon in der fertigen Spindel vollzogen war.

Allein wenn auch das Stadium, das wir hier betrachten, mit jenem der Spindelentstehung vorhergehenden darin übereinstimmt, daß hier wie dort die gleichen ruhenden Archoplasmakugeln vorhanden sind, so hat sich doch das Bild im übrigen vollständig verändert. Während vor der Bildung der Spindel die beiden Kugeln weder bestimmte Beziehungen zur Kernsubstanz, noch zum Zellkörper erkennen ließen, stellen sich dieselben jetzt als Zentren dar, um die sich Kern- und Zellsubstanz symmetrisch gruppieren. Jede Kugel hat die Hälften der vier chromatischen Elemente mit Beschlag belegt und nach erfolgter Teilung der Elemente mit sich gegen das eine Ende der Zelle geführt, die andere Kugel hat sich mit den vier anderen Hälften nach der entgegengesetzten Seite zurückgezogen. Weiterhin hat sich um jede Kugel die Hälfte des Zellkörpers abgerundet und gegen die andere Hälfte durch eine Scheidewand abgegrenzt. Die eine Zelle, das Ei, hat sich in zwei Zellen, die beiden primären Furchungskugeln, geteilt.

Wir sind damit bei der Teilung der Zellsubstanz angelangt, die sich parallel mit der Kernteilung vollzieht, und die ich nur deshalb nicht in einem besonderen Abschnitt, sondern hier anschließend bespreche, weil sich an meinen Präparaten nur sehr wenig über dieselbe ermitteln läßt.

Wie van Beneden schon in seinem großen Werk hervorgehoben hat, geschieht die Teilung der Zellsubstanz durch einen zweifachen Vorgang: eine seichte, ringförmige Einschnürung der Zellenoberfläche und eine diesen Ring ausfüllende Differenzierung der Zellsubstanz, die sog. Zellplatte.

Nach meinen Erfahrungen ist die Zellplatte das Primäre, also vor dem Auftreten der Einschnürung vorhanden und in ihren ersten Spuren stets schon auf dem Stadium der fertigen Äquatorialplatte sichtbar. So erkennen wir dieselbe bereits ganz deutlich in Fig. 44 a als eine ebene, schwer näher zu bezeichnende Differenzierung der Zellsubstanz, welche sich von der Peripherie der Chromatinplatte bis an die Oberfläche des Eies erstreckt und demnach, gerade wie die Kernplatte, von beiden Centrosomen gleich weit absteht.

Wie und aus welcher Substanz des Zellkörpers die Platte gebildet wird, darüber konnte ich zu keinem sicheren Resultat gelangen. Ich habe schon oben bei Besprechung der Polstrahlung erwähnt, daß sich an einem Teil meiner Präparate die Archoplasmafibrillen, welche sich zunächst an die Spindelfasern anschließen, bis in die Äquatorialebene verfolgen lassen, wo sie mit

denen der anderen Seite unter einem nach außen immer spitzeren Winkel zusammentreffen und dadurch die Ebene, in welcher die Zellplatte zur Ausbildung kommen soll, anzeigen. Allein in die Bildung der Scheidewand gehen dieselben offenbar nicht ein. Es läßt sich dies daraus schließen, daß in allen jenen Präparaten, in denen die Zellstrukturen mit Ausnahme des Archoplasmas zerstört sind, die Zellplatte nur in Spuren oder gar nicht nachgewiesen werden kann, während dieselbe in gleichalterigen Eiern, in denen das schwammige Gerüstwerk der Zellsubstanz sich erhalten hat, stets aufs deutlichste hervortritt. Ich habe aus diesem Grunde zur Illustrierung des Teilungsvorganges (Fig. 65, 67, 69) Präparate der letzteren Art ausgewählt; einer feineren Analyse entzieht sich die Struktur der Scheidewand allerdings auch hier. Immerhin glaube ich es als wahrscheinlich bezeichnen zu dürfen, daß sich die Platte aus dem protoplasmatischen Fadenwerk differenziert, um so mehr als dieselbe in ihrer definitiven Form nichts anderes ist als ein Stück Zellmembran, welche Bildung man ja mit Grund als eine verdichtete Rindenschicht des Zellretikulums betrachtet.

Während sich die chromatische Äquatorialplatte in zwei nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderrückende Tochterplatten spaltet, behält die Zellplatte ihre Lage bei und zeigt nun in jenem Bereich, der früher von den chromatischen Elementen eingenommen wurde, eine annähernd zirkuläre Unterbrechung, die jetzt von den „Verbindungsfasern“ durchzogen wird (Fig. 67, 69). Diese Öffnung wird allmählich von der Peripherie gegen das Zentrum zu geschlossen, indem die Zellsubstanz von den Seiten her gegen die Spindelachse vordringt und die Zellplatte entsprechend wächst. Bei diesem Vorgang wird, wie auch van Beneden und Neyt (14) konstatiert haben (pag. 74), der Strang der Verbindungsfasern, der anfangs in Form eines Cylinders sich von einer Tochterplatte zur andern erstreckt, in seinem mittleren Abschnitt immer stärker eingeschnürt und gewinnt dadurch die Form zweier Kegelstümpfe, die mit ihren kleinen Endflächen in der Äquatorialebene zusammenstoßen und hier kontinuierlich ineinander übergehen. Solange noch ein Rest der allmählich verschwindenden Verbindungsfasern die Äquatorialebene passiert, ist in diesem Bereich die Zellplatte unterbrochen.

Das Erscheinen der Einschnürung, deren Anteil an der Zerlegung des Zellkörpers im Vergleich zu dem der Zellplatte sehr zurücktritt, ist nach meinen Präparaten zeitlich sehr variabel. In

seltenen Fällen ist dieselbe schon auf dem Stadium der Aquatorialplatte vorhanden (Fig. 44 a), in anderen Eiern dagegen läßt sich noch zu einer Zeit, wo die beiden Tochterplatten bereits beträchtlich voneinander entfernt sind, keine Andeutung derselben erkennen (Fig. 80 b, Taf. IV). Es scheint die Regel zu sein, daß die Einschnürung zunächst einseitig auftritt (Fig. 65, 67); fällt die Spindelachse nicht in einen Durchmesser des Eies, so zeigt sich die Einbuchtung zuerst an jenem Teil der Oberfläche, welcher (in der Äquatorialebene) der Spindelachse am nächsten steht (Fig. 67). Die Ebene, welche den Grund der im optischen Schnitt meist ziemlich scharf winkelig einspringenden Furche enthält, fällt stets genau mit der Äquatorialebene der Spindel zusammen, der Scheitel des Winkels findet sich also ringsum an jener Stelle, wo die Zellplatte die Oberfläche berührt.

Im Anfang geht die homogene, deutlich doppelt konturierte Membran des Eies in dem Winkel der Einschnürung kontinuierlich von der einen Hälfte des sich teilenden Eikörpers auf die andere über und setzt sich gegen die Zellplatte scharf ab. Allmählich aber ändert sich dieses Verhalten. Die Scheidewand wird dichter, die körnig-retikulierte Platte geht in eine homogene Lamelle über, die entweder von Anfang an doppelt ist oder sich später verdoppelt, und nun setzt sich jede dieser beiden einander bis zur Berührung angeschmiegten Membranen kontinuierlich in die eine Hälfte der ursprünglichen Eimembran fort (Fig. 71). Damit ist die Zellteilung vollendet.

Wenn ich auch den vorstehenden Beobachtungen über das Zustandekommen der Zellteilung keinerlei Angaben hinzufügen kann über die Kräfte, welche diese Zerlegung bewirken, so scheint mir doch wenigstens das Eine mit ziemlicher Sicherheit behauptet werden zu können, daß die Teilung der Zellsubstanz in irgend welcher Weise von den beiden Centrosomen abhängig ist. Giebt sich ein solcher Einfluß dieser Zentren auf die Zerlegung des Zellkörpers besonders klar in jenen unten zu betrachtenden pathologischen Fällen zu erkennen, wo mehr als zwei Centrosomen vorhanden sind, so spricht sich derselbe doch auch schon in dem normalen Verlauf der Teilung recht deutlich aus, darin nämlich, daß die Teilungsebene stets genau die Verbindungslinie der beiden Zentralkörperchen senkrecht halbiert. Diese Körperchen mögen im übrigen liegen, wie sie wollen, ob gleich weit von der Eioberfläche entfernt, oder, wie es allerdings viel seltener vorkommt, in sehr verschiedenen Abständen von derselben, stets kommt die Zell-

platte in der Mitte zwischen beiden zur Ausbildung und in der gleichen Ebene schneidet die teilende Furche ein. Im ersteren Fall werden die beiden Tochterzellen von gleicher Größe, im letzteren steht die eine der anderen um so mehr an Volumen nach, je mehr das zugehörige Centrosoma in der fertigen Spindel der Eioberfläche benachbart war. Die Lage der beiden Zentralkörperchen ist also ausschlaggebend für die Größe der zu bildenden Tochterzellen und somit eine dynamische Beziehung dieser Gebilde zur Teilung des Zellkörpers nicht zu verkennen.

Solange über die Art dieses Einflusses keine bestimmten Aufschlüsse zu erlangen sind, wird man sich mit der allgemeinen Vorstellung begnügen müssen, daß jedes in einer Zelle vorhandene Centrosoma in einem gewissen Umkreis eine nicht näher zu bestimmende Herrschaft über das Protoplasma ausübt. Sind zwei solche Zentren vorhanden, so müssen dieselben in dem zwischen ihnen gelegenen Bereich der Zelle einander entgegenwirken und ihre Gebiete gegenseitig längs einer Fläche beschränken, in der jeder Punkt von beiden Seiten mit gleicher Stärke beeinflußt wird; besitzen die beiden Centrosomen gleiche Kraft, so muß diese Fläche zu einer Ebene werden, welche auf der Verbindungslinie der beiden Körperchen in deren Mitte senkrecht steht. Bei der Teilung des Eies wäre dieser spezielle Fall gegeben, und dem entspricht es ja auch, daß aus den Erscheinungen der Kernteilung gleiche Kraft für beide Zentralkörperchen gefolgert werden muß.

VI. Die Kerne der beiden primären Furchungskugeln.

Von der Auflösung der beiden Geschlechtskerne an beschränkten sich, wie wir im vorigen Abschnitt gesehen haben, die sichtbaren Lebensäußerungen der im befruchteten Ei vorhandenen zwei väterlichen und zwei mütterlichen Kernelemente lediglich auf den Zerfall eines jeden dieser vier schleifenförmig gestalteten Körper in zwei halb so große Tochterschleifen. Alle Bewegungen, welche sich an den Elementen, sei es vor, sei es nach ihrer Teilung, zeigten und welche zur Anordnung derselben in der Äquatorialplatte und zur Verteilung ihrer Hälften auf zwei nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderweichende Tochterplatten führten, sie waren, wie ich hinlänglich bewiesen zu haben glaube, aus-

schließlich hervorgerufen durch die Thätigkeit der beiden Archoplasmasysteme.

Der eigentliche Kernteilungsvorgang, welcher in der Sonderung der chromatischen Elemente in zwei getrennte Gruppen besteht, ist demnach nicht ein aktiver Prozeß des Mutterkerns oder seiner einzelnen chromatischen Elemente, sondern passiv hervorgerufen durch die Thätigkeit gewisser Organe des Zellkörpers, welche diese Elemente in gesetzmäßiger Weise bewegen; der Kern — wenn dieser Begriff während des Teilungsvorganges aufrecht erhalten werden darf — teilt sich nicht, sondern er wird geteilt.

Eine selbständige Bewegung der chromatischen Elemente, d. h. der zwei Gruppen von je vier Tochterelementen, zeigt sich erst wieder in jenen Vorgängen, welche zur Bildung zweier neuer ruhender Kerne führen: in den Erscheinungen der „Kernrekonstruktion". Dieser Prozeß wird dadurch eingeleitet, daß die Tochterschleifen aus ihrem vorher sanft gebogenen Verlauf in einen geschlängelten und vielfach geknickten übergehen, wie dies aus einer Vergleichung von Fig. 65 b und Fig. 66 deutlich in die Augen springt. Die Krümmungen, welche die vier Mutterelemente (Fig. 44 b) und dementsprechend die Tochterelemente jeder Seite anfänglich (Fig. 65 b) aufweisen, bewegen sich in sehr gemäßigten Kurven; schärfere Biegungen oder Knickungen fehlen vollständig; die Schleifen machen einen steifen, wie erstarrten Eindruck. Ein ganz anderes Bild zeigt uns Figur 66, welche eine Tochterplatte, vom Pol gesehen, darstellt, auf einem Stadium, das hinsichtlich der Entfernung der beiden Platten voneinander ungefähr dem der Fig. 67 a entspricht. Der Verlauf der vier Schleifen ist ja im großen gar nicht verändert; speziell in dieser Figur erkennen wir die reguläre Sternform, wie dieselbe durch die gleichmäßig winkelige Biegung der vier Elemente und durch die Anordnung dieser Winkel im Zentrum der Platte bedingt ist. Allein unter Wahrung dieser Gesamtanordnung sind die einzelnen Schleifenabschnitte bald nach dieser, bald nach jener Seite in größeren oder kleineren Exkursionen von ihrem ursprünglich gestreckten Verlauf abgewichen; das vorher leicht gebogene Element erscheint jetzt in ganz unregelmäßiger Weise geschlängelt und geknickt.

Diese Verlaufsänderung erstreckt sich jedoch zunächst nur auf jene Abschnitte der vier Schleifen, welche in der Tochterplatte selbst liegen, wogegen die auf Kosten der früheren End-

anschwellungen entstandenen, nach dem Äquator ziehenden sekundären Schleifenenden ihren geraden Verlauf bewahren. Weiterhin ist zu bemerken, daß die ersten Biegungen und Knickungen ausschließlich in der Fläche der Platte zustandekommen, nicht etwa über dieselbe herausragen, woher es kommt, daß dieselben bei genau seitlicher Ansicht der Teilungsfigur sich gar nicht bemerkbar machen. Endlich ist noch zu erwähnen, daß die Schleifen, da mit ihrer Krümmung nicht eine entsprechende Verlängerung einhergeht, auf einen engeren Bereich zusammenrücken, womit eine allmähliche Verkleinerung des Umfangs der Tochterplatten verbunden sein muß, auf welche schon im vorigen Abschnitt hingewiesen worden ist.

Ein zweites Moment, welches als Einleitung zur Kernrekonstruktion aufzuführen ist, besteht in einer an den Kernfäden wahrnehmbaren Strukturveränderung, die, soweit ich sie an meinen Präparaten erkennen kann, nicht genau parallel mit der beschriebenen Verlaufsänderung zur Ausbildung zu kommen scheint. Schon in den in Fig. 65 b dargestellten, vor kurzem erst von ihren Schwesterhälften getrennten Tochterschleifen zeigt sich dieser Umbildungsprozeß, darin bestehend, daß die mittleren, verdünnten Fadenabschnitte durch ein in ziemlich gleichmäßigen Abständen erfolgendes Auftreten schmaler, schwächer färbbarer Partieen wie segmentiert erscheinen, eine Struktur, von der — an meinen Präparaten wenigstens — auf den vorhergehenden Stadien nichts zu erkennen ist. Ob die Segmentierung darin ihren Grund hat, daß sich der Faden von Strecke zu Strecke einschnürt, oder ob die geringere Tinktionsfähigkeit der Unterbrechungsstellen auf einer Retraktion des färbbaren Schleifenbestandteils aus diesen Abschnitten beruht, darüber vermag ich mir kein sicheres Urteil zu bilden; vielleicht spielen diese beiden Möglichkeiten eine Rolle.

Während die eben beschriebene Figur lehrt, daß das Auftreten der Gliederung der Kernfäden schon zu einer Zeit erfolgen kann, wo dieselben noch ihren gestreckten Verlauf bewahren, zeigen andere Präparate mit bereits geschlängelten Tochterschleifen von dieser Struktur noch keine Andeutung, eine Verschiedenheit, die jedoch, wie ich nicht unerwähnt lassen will, durch eine verschiedenartige Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit veranlaßt sein mag, wobei noch der Umstand Berücksichtigung verdient, daß die Segmentierung an der nur leicht gebogenen Schleife viel deutlicher hervortreten muß als an der vielfach gekrümmten und geknickten.

Wie in Fig. 65b, so sehen wir auch in Fig. 66 die Gliederung auf die mittleren Fadenabschnitte beschränkt, während die in letzterer Figur bereits etwas gedehnten Endanschwellungen noch vollkommen homogen erscheinen.

Ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium der Kernrekonstruktion ist in Fig. 67 b zu erkennen, welche die beiden Tochterplatten des in a gezeichneten Eies bei polarer Ansicht darstellt. Die vier Kernfäden haben sich, im Vergleich zu Fig. 66, in noch dichtere, unregelmäßigere Windungen gelegt, und als Folge davon zeigt sich, daß sowohl verschiedene Abschnitte einer und derselben Schleife, als auch einzelne Punkte benachbarter Schleifen einander fast bis zu direkter Anlagerung nahe gekommen sind. In beiden Tochterplatten ist auf diese Weise jede Schleife mit ihren beiden Nachbarschleifen mindestens in einem Punkt in einer sogleich näher zu bezeichnenden Weise in Kontakt getreten.

Ein weiterer Fortschritt zeigt sich in einer schärferen Ausprägung der Gliederung der Kernfäden, indem die einzelnen Segmente sich von der ursprünglichen — wenigstens im mittleren Bereich der Schleife — gleichmäßig cylindrischen Form emanzipieren und unregelmäßige Gestalt gewinnen, während die Verbindungen zwischen denselben sich mehr und mehr zu zarten Brücken ausziehen.

Die in diesem Formenwechsel sich aussprechende selbständige Bewegung der einzelnen Fadensegmente führt nun zu einem dritten, sehr wesentlichen Moment der Kernrekonstruktion: zur Bildung zarter Fortsätze, welche seitlich aus den einzelnen Knoten der Kernfäden hervorsprossen. Die ersten Spuren dieser Ausläufer, wie sie in Fig. 67 b zu erkennen sind, finden sich ausschließlich an jenen Stellen, wo zwei Abschnitte, sei es einer und derselben Schleife, sei es zweier verschiedener Schleifen, einander fast bis zur Berührung genähert sind, und zwar in Gestalt feiner Brücken, welche diese benachbarten Teile in eine, soweit die mikroskopische Analyse reicht, kontinuierliche Verbindung miteinander bringen. Es scheint demnach, daß die Annäherung zweier Schleifenabschnitte die einander bis zu einem gewissen Grade nahe gerückten Segmente zur Bildung der Fortsätze anregt, und daß diese nun, einander entgegenwachsend, sich vereinigen. Besonders die links gezeichnete Tochterplatte der Fig. 67 b läßt die in Rede stehenden Verbindungsbrücken der Schleifenknoten, die ich zur Unterscheidung von den ursprünglichen, in der Kontinuität der einzelnen

Schleifen gelegenen Brücken als sekundäre bezeichnen will, sowohl zwischen einzelnen Abschnitten der gleichen, als auch benachbarter Schleifen deutlich erkennen. Durch die letzteren Verbindungen sind die zentralen Abschnitte der vier Elemente zu einem geschlossenen, in vielfachen Windungen und Knickungen verlaufenden Ring vereinigt, dem die acht Schleifenenden in Gestalt radialer Fortsätze anhängen. Damit ist in primitivster Form ein „Kerngerüst" (zunächst ohne jede Spur einer Vakuole) hergestellt, aus welchem schon auf dem vorliegenden Stadium die vier Elemente nicht mehr ganz leicht, wenn auch noch mit voller Sicherheit, herauszuerkennen sind. Schon auf wenig späteren Stadien ist eine solche Analyse nicht mehr möglich, und es ist mir, wenn ich dieselbe doch versuchen, d. h. zu den acht Schleifenenden aus dem zentralen Gerüst die zugehörigen mittleren Abschnitte heraussuchen wollte, öfter begegnet, daß ich bald zu dieser, bald zu einer anderen Gruppierung gelangte.

Ein solches, nicht mehr mit Sicherheit zu analysierendes Bild ist in Fig. 68 dargestellt. Die einzelnen Segmente, in welche die mittleren Abschnitte der vier Schleifen sich gegliedert haben, sind dadurch, daß die Verbindungsbrücken zwischen denselben zu sehr zarten Fädchen reduziert sind, viel schärfer als in der vorher beschriebenen Figur voneinander abgesetzt, die Ausbildung der sekundären Verbindungen zwischen den einzelnen Schleifenknoten hat beträchtliche Fortschritte gemacht; primäre und sekundäre Verbindungsbrücken sind, wo nicht die Lage eines Abschnittes hierüber Aufschluß gewährt, nicht mehr voneinander zu unterscheiden. Im Vergleich zu Fig. 67b ist der Gegensatz zwischen den zentralen Schleifenabschnitten und den Schleifenenden ein schärferer geworden, indem die ersteren untereinander zu einem, wenigstens scheinbar einheitlichen Gebilde verschmolzen sind, das sich als eine mehr oder weniger kreisförmige, aus ziemlich gleichmäßig verteilten Körnern zusammengesetzte Scheibe darstellt, wogegen die Enden ihre ursprüngliche Gestaltung und Isoliertheit sich annähernd bewahrt haben.

Den hiermit erreichten Zustand sehen wir noch etwas weiter ausgebildet in der Tochterplatte der Fig. 69 b, in welcher außer den acht radialen Fortsätzen nichts mehr an die Entstehung aus den vier Schleifen erinnert. Die zentralen Abschnitte der Elemente haben sich dermaßen in Körner mit verbindenden Brücken aufgelöst und sind so vielfach miteinander in Verbindung getreten, daß in dem hierdurch gebildeten knotigen Netzwerk der Anteil, den

jede Schleife an demselben hat, unmöglich mehr nachgewiesen werden kann. Auf dem in dieser Figur erreichten Stadium zeigen sich nun auch an den isolierten Schleifenenden die ersten Spuren der Segmentierung, gerade in derselben Weise, wie wir dieselbe auf früheren Stadien an den mittleren Abschnitten konstatieren konnten. Es besteht demnach, wie sich hieraus erkennen läßt und weiterhin noch deutlicher wird, in den Umbildungen, welche die verschiedenen Schleifenabschnitte erleiden, nicht ein faktischer Unterschied, sondern nur eine zeitliche Differenz, derart, daß die Enden gegen die zentralen Abschnitte mehr oder weniger im Rückstand sind, ein Verhältnis, das schon in der verspäteten Teilung und Trennung der Schleifenenden zum Ausdruck kam und darin wohl seine Ursache hat.

Wie die in Fig. 69a dargestellte seitliche Ansicht der soeben besprochenen Kernfigur lehrt, ist auch auf diesem Stadium das chromatische Gerüst noch durchaus flächenhaft — ausschließlich in der Fläche der Tochterplatte — entwickelt, also noch als reines Netzwerk. Von einer Abgrenzung der chromatischen Figur gegen das umgebende Protoplasma, von einer Kernmembran oder auch nur einem lichteren Hof um das Chromatinnetz oder seine Ausläufer ist noch keine Spur nachweisbar.

Die ersten Andeutungen einer Membran beobachtete ich auf Stadien, wie ein solches in Fig. 70 dargestellt ist. Der Kern ist nicht bei rein polarer, sondern bei etwas schräger Ansicht gezeichnet, um einen Teil der Schleifenenden der Länge nach sichtbar zu machen. Die Fortschritte, welche dieses Bild gegenüber der Fig. 69 erkennen läßt, bestehen einerseits in einer schärferen Gliederung der Schleifenenden, andererseits in einer Verfeinerung des zentralen Netzes, indem an Stelle der früher groben Knotenpunkte nun etwa die doppelte Zahl entsprechend kleinerer vorhanden ist. Die Umbildung der chromatischen Elemente in das zarte Gerüst des ruhenden Kerns wird demnach dadurch weitergeführt, daß die ursprünglich groben Glieder der einzelnen Schleifen sich in feinere spalten, die nun abermals durch Fortsätze mit den benachbarten in Verbindung treten.

Die Kernmembran zeigt sich im optischen Schnitt als eine äußerst zarte Linie, die sich, soweit sie sichtbar ist, den Umrissen der chromatischen Figur aufs innigste anschmiegt. Der Hohlraum, den sie umschließt, besitzt also die Gestalt einer mehr oder weniger kreisförmigen, gegen das Centrosoma leicht konkav gewölbten Scheibe, von deren Peripherie, meist scharf winkelig abbiegend,

und gegen den Schwesterkern hinweisend, bis zu acht fingerförmige Fortsätze entspringen.

Außer den chromatischen Elementen wird, soweit man sehen kann, kein geformter Bestandteil der Zelle in das Kernbläschen aufgenommen. Die Spindelfasern lassen sich zwar auf Stadien, wie das eben beschriebene, nicht selten bis an die äußerste Fläche des ihnen zugekehrten Teils der Kernmembran verfolgen; hier aber finden sie stets ihr Ende.

Deutlich ausgebildet finden wir die Kernmembran in Fig. 71, welche in a die beiden Tochterkerne bei seitlicher Ansicht, in b den einen derselben von der Fläche gesehen darstellt. Da der Winkel, unter welchem die Mehrzahl der fingerförmigen Fortsätze von dem zentralen Bläschen abbiegen, nahezu ein rechter ist, treten diese Ausbuchtungen bei der Betrachtung des Bläschens von der Fläche nur als stumpfe Höcker oder gar nicht hervor.

Als wesentlichste Weiterbildung ist an dieser Figur hervorzuheben, daß die Knoten des Chromatinnetzes, die auf den bisher betrachteten Stadien alle in einer Fläche ausgebreitet waren, sich in der Weise gegeneinander verschoben haben, daß sie nun etwa in zwei Schichten übereinander liegen, wobei das Kernbläschen ungefähr auf das Doppelte seiner ursprünglichen Dicke angewachsen ist. Mit der Verschiebung der Chromatinkörner wird die Ausbildung neuer Verbindungsbrücken zwischen bisher nur mittelbar verbundenen Knotenpunkten möglich, und damit vollzieht sich der Übergang des bisher flächenhaft ausgebildeten Netzes in ein körperliches Gerüst, das lediglich seine klumpigen Knotenpunkte — unter allmählicher Vergrößerung der Vakuole — in feine Bälkchen auszuziehen braucht, um sich in das typische Chromatinretikulum eines ruhenden Kerns zu verwandeln.

Die Schleifenenden, soweit sie in den Ausstülpungen der Kernmembran verlaufen, haben sich bereits in ein sehr feines und dichtes Gerüstwerk aufgelöst und sind damit, während wir sie bisher den zentralen Abschnitten gegenüber stets im Rückstand gefunden haben, diesen vorausgeeilt.

Die beiden nächsten Figuren (73 u. 74) zeigen uns die weiteren Umbildungen des Kerns bis zu jenem Zustand, von dem aus die folgenden Veränderungen bereits die Einleitung zur nächsten Teilung darstellen. In Fig. 73, auf deren Besonderheiten ich unten zu sprechen komme, sehen wir das vorher knotige Retikulum zu einem feinfädigen Maschenwerk ausgedehnt, welches den Kernraum in ziemlich gleichmäßiger Verteilung durchsetzt, jedoch bereits

auf diesem Stadium da, wo es die Kernmembran berührt, eine gewisse Verdichtung aufweist. Das hierin sich äußernde, bereits bei der Ausbildung von Ei- und Spermakern konstatierte Bestreben der chromatischen Substanz, sich gegen die Membran hin zurückzuziehen, hat seinen Höhepunkt erreicht in Fig. 74, welche die beiden primären Furchungskerne nach Erreichung ihren definitiven Größe und Form darstellt. Immerhin wird auch in dieser Figur der Binnenraum des Bläschens noch von vielen Gerüstfäden durchzogen.

Sobald der Kern infolge der Auflockerung des Chromatingerüsts etwas durchsichtiger geworden ist, machen sich in wechselnder Zahl achromatische Nukleolen bemerkbar, deren Herkunft ich nicht ermitteln konnte.

In Bezug auf die Formveränderungen, welche der Kern bei seinem Wachstum erleidet, ist in erster Linie hervorzuheben, daß die fingerförmigen Fortsätze der Vakuole, welche die gerüstförmig umgewandelten Schleifenenden umschließen, sich erhalten. Das zentrale Kernbläschen, welches bei seiner Entstehung genau die Form der Chromatinplatte nachahmte, giebt bei seinem Wachstum die hierdurch bedingte bedeutende Differenz zwischen seinem Breiten- und Dickendurchmesser allmählich auf und geht in eine Form über, die sich annähernd als die eines abgeplatteten Rotationsellipsoids bezeichnen läßt, dessen Achse der Spindelachse entspricht. Nicht selten besitzt das Bläschen die Gestalt einer bikonvexen Linse, deren äußere, dem Centrosoma zugekehrte Fläche dann in der Regel viel stärker gekrümmt ist als die entgegengesetzte. Wo die beiden Flächen ineinander übergehen, da entspringen die Ausstülpungen der Vakuole, welche jetzt weit schärfer als früher von dem zentralen Raum abgesetzt sind und sich meist leicht gebogen gegen die andere Zelle hin krümmen.

Nachdem wir hiermit die Schicksale der vier Tochterelemente bis zu dem Zustand des sog. ruhenden Kerns verfolgt haben, erübrigt noch: 1. gewisser Variationen dieses Entwickelungsprozesses und ihrer Ursachen zu gedenken, und 2. die zeitlichen Beziehungen der Kernrekonstruktion zu anderen Vorgängen im Zellkörper ins Auge zu fassen.

In ersterer Hinsicht mag zunächst darauf hingewiesen werden, wie sich durch alle Stadien der Kernausbildung hindurch bis zum fertigen ruhenden Kern die im vorigen Abschnitt eingehend besprochene, durch den Teilungsprozeß geschaffene Gestaltung der einer jeden Tochterzelle zugeteilten Chromatingruppe geltend macht,

in der Weise, daß das zentrale Kernbläschen den mittleren Abschnitten der vier Schleifen, welche in der Tochterplatte selbst verlaufen, entspricht, während die von der Peripherie des Bläschens ausgehenden fingerförmigen Fortsätze den gegen den Äquator abschwenkenden sekundären Schleifenenden ihre Entstehung verdanken. Wie wir nun in dem Verhalten dieser Enden bei der Teilung eine gewisse Mannigfaltigkeit erkennen konnten, so macht sich — und zwar in direkter Abhängigkeit hiervon — eine solche Variabilität auch in der Gestaltung der beiden Tochterkerne bemerklich. Je länger zwei Schleifenenden miteinander in Verbindung bleiben, je länger dieselben also infolgedessen ausgezogen werden, um so länger wird auch der Kernfortsatz; trennen sich dagegen die Enden zweier Schwesterschleifen schon frühzeitig, so daß sie entweder vollständig in die Platte aufgenommen werden oder nur als kurze Zapfen aus derselben hervorragen, so fehlt auch die Ausbuchtung des Kerns vollständig oder sie ist nur in Gestalt eines kleinen Höckers angedeutet. Da nun in den meisten Teilungsfiguren sich wenigstens einige Schleifenenden schon sehr frühzeitig voneinander lösen, so finden sich dementsprechend auch nur selten Tochterkerne mit acht wohl ausgebildeten Fortsätzen, sondern in den meisten Fällen zeigen sich deren nur fünf oder sechs scharf hervortretend, während die übrigen Schleifenenden sich durch ganz kleine Ausbuchtungen oder gar nicht bemerkbar machen. In ganz wenigen Fällen beobachtete ich sogar vollkommen abgerundete ruhende Kerne ohne alle Aussackungen der Membran, und diese müssen wohl aus Teilungsfiguren abgeleitet werden, in denen sich die Enden der vier Schleifen gleich anfangs sämtlich von denen der Schwesterelemente getrennt haben, wie ein solcher Fall in Fig. 79 dargestellt ist. Aus der völlig symmetrischen Anordnung der beiden Tochtergruppen in der Teilungsfigur erklärt es sich, daß auch die beiden ausgebildeten Tochterkerne stets im wesentlichen symmetrisch gestaltet sind.

Die Verschiedenheit, die wir in der Zahl und Ausbildung der Kernfortsätze kennen gelernt haben, stellt es außer Zweifel, daß die durch dieselben bedingte eigentümliche Form, die wir an den meisten Kernen der beiden primären Furchungskugeln wahrnehmen, für den Kern selbst gänzlich bedeutungslos ist, und diese Erkenntnis führt uns zu dem nicht unwichtigen allgemeinen Satz: Es können sich am Kern Gestaltungsverhältnisse zeigen und durch die ganze Dauer seines Bestehens sich erhalten, die mit seiner Funktion gar nichts zu thun haben, sondern lediglich Folge sind

einer durch den Teilungsprozeß geschaffenen Gruppierung der den Kern erzeugenden Elemente — einer Gruppierung, die bestehen bleibt, weil die Ausbildung und Funktion des Kerns ihre Beseitigung nicht erheischt.

Der zweite oben namhaft gemachte Punkt, welcher hier noch einer Besprechung bedarf, betrifft die Frage, in welchem zeitlichen Verhältnis die einzelnen Phasen der Kernrekonstruktion zu der Trennung und Entfernung der beiden Chromatingruppen stehen.

Fig. 67, in welcher die vier Tochterelemente jeder Seite bereits stark gekrümmt und durch die ersten Ausläufer miteinander in Verbindung getreten sind, zeigt den Teilungsprozeß noch auf einem relativ frühen Stadium; die beiden Tochterplatten müssen noch einen weiten Weg zurücklegen, bis sie ihre definitive Entfernung voneinander, die etwa aus Fig. 79 und 80 b zu ersehen ist, erreicht haben. Auch in Fig. 69 sind die beiden Chromatingruppen, welche hier in ihrem zentralen Bereich schon zu einem Netzwerk umgewandelt sind, offenbar noch in passiver Bewegung begriffen. Die Kernrekonstruktion beginnt also nach diesen beiden Figuren, die sich gut aneinander anschließen, schon während des Teilungsvorganges und schreitet, noch ehe dieser Prozeß beendet ist, ziemlich weit vor.

Allein dem in den beiden genannten Figuren konstatierten Verhalten kommt eine allgemeine Gültigkeit nicht zu. Zwischen der Entwickelungsstufe, auf der die chromatischen Elemente in ihrer Umbildung zum Kerngerüst zu einer bestimmten Zeit angelangt sind, und dem Punkt, den dieselben zur gleichen Zeit in ihrer Entfernung von den Schwesterhälften erreicht haben, besteht durchaus keine bestimmte Korrelation. Ich habe Tochterplatten von der Ausbildung der in Fig. 67 b dargestellten beobachtet, die kaum weiter voneinander entfernt waren als die der Fig. 65 a. Umgekehrt kamen mir, wenn auch selten, Fälle vor (Fig. 80), in denen auf einem späteren Teilungsstadium, als Fig. 69 a es zeigt, die einzelnen Schleifen kaum irgend welche Anzeichen einer Umbildung im Sinne der Kernrekonstruktion erkennen ließen. Erinnern wir uns hier, daß auch die Teilung der vier Mutterelemente in manchen Fällen schon während der Spindelentstehung hervortritt (Fig. 57), während sie in der Regel erst an den bereits zur Äquatorialplatte angeordneten Schleifen sich zeigt, so ergiebt sich ganz allgemein, daß einem bestimmten Formzustand, den die chromatischen Elemente während der Karyokinese durchlaufen, nicht ein bestimmter Moment in den Ortsveränderungen derselben ent-

spricht, sondern daß diese beiden Vorgänge innerhalb gewisser Grenzen gegeneinander verschoben sein können. Darin liegt ein neues schlagendes Argument für den schon aus der Betrachtung der Teilungsmechanik gezogenen Schluß, daß an dem karyokinetischen Prozeß zwei Vorgänge von ganz verschiedener Natur scharf unterschieden werden müssen. Der eine besteht in einer aktiven Thätigkeit der Kernteile: in der Kontraktion des Kerngerüsts in solide Körper, in der Teilung dieser Körper und in der Umbildung ihrer Hälften in ein neues Gerüst. Der andere beruht auf der Thätigkeit der beiden Archoplasmakugeln, welche die Kernelemente in bestimmter Weise bewegen und gruppieren. Beide Prozesse greifen in der Weise ineinander, daß die Tochterelemente zur Zeit, wo sie in den Zustand des ruhenden Kerns übergehen, so in zwei Gruppen gesondert sind, daß sie nun zur Bildung zweier vollkommen voneinander getrennter Kerne Veranlassung geben, wobei von den beiden Hälften eines Mutterelements jedes einem anderen der beiden Kerne zu teil wird.

Soll dieses Resultat mit Sicherheit erreicht werden, so muß 1. jedes Mutterelement mit beiden Polen verbunden sein, ehe seine beiden Hälften sich vollkommen voneinander gelöst haben und ehe die beiden Archoplasmasysteme auseinanderweichen; 2. die Thätigkeit der achromatischen Figur muß zu einer Sonderung der Elemente in zwei Gruppen geführt haben, bevor die Kernrekonstruktion eingetreten ist.

Die oben betrachteten Variationen lehren, daß diese Bedingungen erfüllt werden können, ohne daß der in einem bestimmten Moment aktiv erreichte Zustand der Kernelemente genau mit einem bestimmten Punkt in der passiven Bewegung derselben zusammenfällt. Geht jedoch diese Verschiebung über gewisse Grenzen hinaus, so muß sie zu pathologischen Erscheinungen führen, und in der That scheint es mir, daß eine große Zahl der bekannten pathologischen Teilungsfiguren in dieser Weise erklärt werden muß.

Ohne an dieser Stelle näher auf diese interessante Frage eingehen zu wollen, möchte ich nur auf zwei Fälle kurz hinweisen, welche als Übergangsformen vom normalen zu einem pathologischen Verlauf sehr demonstrativ sind. Der eine, welcher in Fig. 84a dargestellt ist, hat schon im vorigen Abschnitt eine ausführliche Besprechung gefunden. Wie schon dort erwähnt, ist diese abnorme Teilungsfigur wohl ohne Zweifel so zu erklären, daß infolge einer sehr frühzeitigen Spaltung der chromatischen Elemente das Aus-

einanderweichen der beiden Archoplasmasysteme schon begonnen hat, bevor alle Schleifen beiderseits in ganzer Länge von Spindelfasern besetzt waren. Ist für diese Figur wenigstens noch die Möglichkeit zuzugeben, daß sie zur Bildung zweier normaler Tochterkerne geführt hätte, so wäre ein pathologischer Verlauf dann unzweifelhaft, wenn z. B. die spärliche, nur durch drei Fibrillen vermittelte Verbindung zwischen der Schleife II a und dem oberen Pol vollständig fehlte. Denn dann würde diese Schleife mit ihrem Schwesterelement gegen den unteren Pol geführt und dem hier entstehenden Kern zu teil werden, der demnach aus fünf Elementen sich aufbauen würde, während der andere bloß drei enthielte.

Das zweite, an der Grenze des Pathologischen stehende Ei ist in Fig. 73 gezeichnet. Die beiden primären Furchungskugeln sind in typischer Weise gebildet, jede mit einem bereits ziemlich großen ruhenden Kern ausgestattet. Abnorm ist an dieser Figur nur das Eine, daß die beiden Kerne durch zum Teil sehr feine, zum Teil stärkere Brücken miteinander in Verbindung stehen, von denen in der Figur nur zwei im optischen Schnitt gezeichnet sind, deren aber im ganzen sechs vorhanden sind. Diese Brücken sind Röhren, deren Wandung kontinuierlich in die Membran der beiden Kerne übergeht, und deren Hohlraum von einem sehr zarten chromatischen Retikulum erfüllt ist. Sie durchbohren die trennende Scheidewand zwischen den beiden Zellen und lassen an dieser Stelle nicht die geringste Unterbrechung, sei es des Hohlraums, sei es des Chromatingerüsts, wahrnehmen, vermitteln also, wie es scheint, eine vollkommen offene Kommunikation zwischen den beiden Kernräumen und setzen das Gerüst des einen Kerns mit dem des anderen in kontinuierliche Verbindung.

Eine Erklärung dieses eigentümlichen Verhaltens ist nach dem, was oben über die Kernrekonstruktion gesagt worden ist, kaum nötig. Die Verbindungsbrücken sind eben nichts anderes als die aus den Schleifenenden hervorgegangenen Kernfortsätze, von denen jeder an seinem Ende mit dem entsprechenden Fortsatz des anderen Kerns vereinigt ist. Diese abnorme Verbindung ist aber dadurch entstanden, daß die Kernrekonstruktion begonnen und zur Bildung einer Kernmembran geführt hat, ehe alle Schleifenenden gelöst waren, mit anderen Worten dadurch, daß die bewegende Thätigkeit der beiden Archoplasmasysteme gegenüber der aktiven Thätigkeit der Kernelemente im Rückstand war.

Auch für diese Figur ist anzunehmen, daß die beschriebene Abnormität im weiteren Verlauf korrigiert wird; denn wenn bei

der Vorbereitung zur nächsten Teilung die Kerne sich auflösen und das Gerüst eines jeden sich wieder zu vier isolierten Schleifen (siehe unten) kontrahiert, dann werden auch die Verbindungen zwischen den beiden Kernen sich lösen, und nun kann es nicht zweifelhaft sein, daß jedes Element in die Teilungsfigur derjenigen Zelle aufgenommen wird, zu der dasselbe gehört.

Immerhin aber veranschaulicht dieser Fall aufs klarste, daß nicht etwa im Kern selbst eine Tendenz liegt, sich in zwei Kerne zu teilen, daß nicht zwischen den beiden aus einer Schleife entstandenen Tochterelementen ein Bestreben, sich voneinander zu entfernen und gegeneinander abzuschließen, besteht, sondern daß einzig und allein die passiv erreichte Lage der chromatischen Elemente entscheidet, wie viele Kerne sich bilden — so viele nämlich, als Gruppen von Kernelementen geschaffen sind, deren Wirkungssphäre bei der Erzeugung der Vakuole mit der der anderen Gruppen nicht zusammentrifft. Es kann, nach dem beschriebenen Fall zu urteilen, meines Erachtens nicht zweifelhaft sein, daß, wenn die beiden Archoplasmasysteme schon auf einem Stadium, wie Fig. 67 es zeigt, ihre Thätigkeit einstellen würden, daß dann alle acht Tochterelemente sich zu einem einzigen ruhenden Kern vereinigen müßten.

Von weiterem, mehr praktischem Interesse ist die Fig. 73 für die Frage der sog. direkten Kernteilung, indem sie zeigt, daß zwei Kerne, die durch indirekte Teilung aus einem Mutterkern entstanden sind, noch im Ruhezustand miteinander in kontinuierlicher Verbindung stehen können, wodurch unter Umständen der Anschein erweckt werden könnte, als seien die beiden Kerne durch direkte Teilung gebildet worden. Es folgt daraus, daß Präparate von eingeschnürten Kernen nicht ohne weiteres im Sinne einer amitotischen Teilung gedeutet werden dürfen, auch dann nicht, wenn durch eine der Kerneinschnürung entsprechende Teilung des Zellkörpers nachgewiesen werden kann, daß es sich wirklich um eine Teilung des Kernes handelt.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den Schicksalen des Kernes zurück, die derselbe nach Erreichung seiner vollen Größe erleidet und die die Vorbereitung zur nächsten Teilung bilden, so lassen sich die wesentlichen Punkte dieser Umwandlungen in folgende drei Sätze zusammenfassen:

1. Das Kerngerüst kontrahiert sich zu vier Schleifen, welche ungefähr die Form und nahezu die Größe der vier Schleifen der ersten Furchungsspindel besitzen;

2. diese Umformung führt direkt zur Bildung der vier selbständigen Schleifen; es entsteht nicht etwa zuerst ein kontinuierlicher Knäuel, aus dem dieselben erst nachträglich durch Segmentierung hervorgingen;

3. die vier Schleifen kommen annähernd in der gleichen gegenseitigen Lage zum Vorschein, welche die vier Elemente, aus denen der Kern sich aufbaute, zu einander eingenommen haben.

Die ersten Veränderungen, welche anzeigen, daß der Kern seine Ruheperiode aufgibt, bestehen darin, daß in dem chromatischen Maschenwerk, das vorher aus ziemlich gleich dicken Bälkchen gebildet war, sich gröbere Züge in vielfachen Windungen und Knickungen auf kürzere oder längere Strecke verfolgen lassen (Fig. 75). Wie vorher das Gerüst, so ziehen auch diese verdickten Stränge zum größten Teil an der Kernmembran hin. Je deutlicher dieselben hervortreten, um so spärlicher wird das zwischen ihnen noch ausgespannte Retikulum, woraus sich ergibt, daß sie auf Kosten des Gerüstes entstehen und wachsen. Wir haben es hier genau mit den gleichen Umbildungen zu thun, die vom Ei- und Spermakern ausführlich beschrieben und in Fig. 18—20 (Taf. I) abgebildet worden sind. In der Regel zeigt sich das Bestreben des Chromatingerüstes, sich zu einzelnen Strängen zusammenzuziehen, zuerst in den Kernfortsätzen, indem in jeder dieser Ausbuchtungen ein axialer Chromatinfaden auftritt, von welchem kurze Seitenästchen gegen die Membran hin ausstrahlen (Fig. 75).

Eine eingehendere Betrachtung verlangt der hiermit eingeleitete Entwickelungsgang — nach dem, was von dem entsprechenden Stadium der beiden Vorkerne mitgeteilt worden ist — erst von jenem Punkt an, wo sich die chromatische Substanz in Gestalt von vier vollkommen voneinander getrennten Zügen nachweisen läßt. Das früheste Stadium, auf welchem mir diese Analyse mit Sicherheit gelang, ist in Fig. 82 dargestellt. Die Kernvakuole zeigt sieben sehr deutlich ausgeprägte Fortsätze. Von diesen enthalten sechs je ein angeschwollenes Strangende, während der siebente, entsprechend breiter, deren zwei umschließt. Es sind also im ganzen acht Enden vorhanden, die sämtlich, genau wie die Schleifenenden bei der Rekonstruktion, in den Aussackungen der Vakuole ihre Lage haben. Von jedem dieser Enden läßt sich ein kontinuierlicher Strang zu einem der anderen Enden verfolgen;

es bestehen also vier scharf voneinander gesonderte Stränge. Daß diese nicht durch Segmentierung eines vorher einheitlichen Fadens entstanden sein können, mit anderen Worten, daß nicht die jetzigen Enden auf einem vorhergehenden Stadium paarweise miteinander verbunden waren, darüber lassen meine Präparate keinen Zweifel. Denn, wie schon oben erwähnt, sind diese freien in den Ausstülpungen der Membran gelegenen Enden schon mit voller Sicherheit zu einer Zeit erkennbar, wo in dem zentralen Bläschen noch das Gerüst besteht.

Die vier Stränge besitzen, soweit sich dies beurteilen läßt, annähernd gleiche Länge; dagegen ist ihr Verlauf ein verschiedener. Drei derselben, die mit I, II und IV bezeichneten, erstrecken sich in ziemlich starker Krümmung von einem Kernfortsatz zu einem nächst benachbarten, während der vierte (III) (auf dem kürzeren Wege gerechnet) zwei Fortsätze überspringt und demgemäß relativ gestreckt das Kernbläschen durchzieht. Im übrigen halten sich die vier Stränge in der Nähe der Kernmembran, wie aus einer Vergleichung der beiden Ansichten des Kernes hervorgeht, von denen die eine (a) denselben in der Richtung der Achse der vorausgegangenen Teilungsfigur, die andere (b) bei seitlicher Betrachtung zeigt. Der Strang III verläuft hauptsächlich an der dem Spindelpol zugekehrten Oberfläche des Bläschens, der mit IV bezeichnete an der entgegengesetzten Wandung, während die Stränge I und II an der Übergangsstelle dieser beiden Flächen hinziehen. Bemerkenswert ist endlich noch die Struktur der vier Fäden, welche in den einzelnen Abschnitten nicht unerheblich wechselt. Die Enden sind stets angeschwollen, kompakt und ziemlich glatt konturiert, in ringsum gleichem Abstand von der Membran ihres Fortsatzes umschlossen. Eine Ausnahme macht nur das eine Ende des Stranges III, das sich noch im Zustande eines groben Gerüstes befindet. Die mittleren Abschnitte sind viel dünner und vielfach in scharfen Winkeln geknickt. An den Schleifen I und II tritt diese letztere Eigentümlichkeit besonders deutlich hervor und hier stehen diese Knickungsstellen zum Teil noch durch feine Chromatinbrücken miteinander in Verbindung: die letzten spärlichen Reste des Kerngerüstes, die auch alsbald in den einfachen Hauptstrang aufgesogen sein werden.

Ein etwas weiter entwickelter Kern ist in Fig. 81 gezeichnet. Hier sind auch die letzten Spuren des gerüstförmigen Zustandes verschwunden: jeder der vier Stränge stellt sich in ganzer Ausdehnung als einfacher Faden dar. Die Kernvakuole zeigt fünf deutlich vorspringende Aussackungen, von denen jede ein Schleifen-

ende enthält. Die drei übrigen Enden wölben die Membran kaum hervor, stimmen aber darin mit den erstgenannten überein, daß sie nicht nur an der Kernmembran liegen, sondern überdies gerade in der Ebene, in welcher die Ausstülpungen entspringen. Die vier Schleifen sind noch in sehr unregelmäßiger Weise gewunden und geknickt, auch sind dieselben bedeutend länger und dünner als später in der Spindel. Im allgemeinen folgen sie in ihrem Verlauf der Kernmembran; die Schleife I ist der dem Centrosoma zugekehrten Seite der Wandung angelagert, die Schleife II berührt die entgegengesetzte Seite der Membran. Von den Schleifen III und IV verläuft der eine Schenkel an dieser, der andere an jener Fläche. Einen Unterschied von der vorher besprochenen Figur zeigt die in Rede stehende — abgesehen von der fortgeschrittenen Ausbildung der Kernfäden — darin, daß die vier Schleifen zu einer sehr regelmäßigen Sternform, etwa der Äquatorialplatte der Fig. 44 b entsprechend, angeordnet sind. Diese regelmäßige gegenseitige Lagerung ist nicht etwa als eine Weiterbildung gegenüber dem unregelmäßigen Verhalten der Fig. 82 anzusehen, vielmehr finden sich beiderlei Anordnungen und neben ihnen noch andere in allen Stadien, von dem Moment an, wo die vier Schleifen isoliert verfolgt werden können, bis zur Auflösung der Kernmembran, woraus sich ergibt, daß es sich in diesem Punkt um ganz bedeutungslose Variationen handelt, gerade wie bei den oben beschriebenen Lagerungsverschiedenheiten der vier Schleifen in der ersten Furchungsspindel.

Ein Kern, ziemlich vom gleichen Entwicklungsstadium, wie der zuletzt besprochene, ist in Fig. 76 oben bei nahezu seitlicher Ansicht gezeichnet. Er lehrt, eine wie äußerst regelmäßige Anordnung — in allerdings sehr seltenen Fällen — die Kernelemente aufweisen können: alle vier Schleifen besitzen in ihrer Mitte eine ziemlich gleich starke winkelige Hauptbiegung, und diese vier Schleifenwinkel liegen sämtlich an der dem Pol der vorhergegangenen Teilungsfigur zugekehrten Seite der Kernmembran, wo sie demnach ein — an den uns beschäftigenden Kernen nur als Ausnahme zu konstatierendes — Rabl'sches „Polfeld" formieren. Von dieser Stelle ziehen die Schleifenschenkel, der Kernmembran folgend, im großen ganzen radienartig zu den zugehörigen Aussackungen der Kernmembran. Wie gesagt, gehört eine derartige regelmäßige Lagerung zu den größten Seltenheiten; eine Pol- und Gegenpolseite des Kerns als Folge einer bestimmten Lagerung der Schleifenwinkel und Schleifenenden, wie wir dieselbe in der zu-

letzt betrachteten Figur verwirklicht finden, lassen sich im allgemeinen nicht unterscheiden, nur insofern stimmen die meisten Figuren miteinander überein, als die Schleifenwinkel, bez. die mittelsten Abschnitte der vier Elemente sich fast stets dicht um die Achse der vorhergegangenen Teilungsfigur gruppieren, während die Enden von dieser Achse den größten Abstand innehalten.

Betrachtet man ein Bild, wie z. B. das in Fig. 81 wiedergegebene, so drängt sich, infolge der Übereinstimmung der hier wahrnehmbaren Schleifengruppierung mit jener, die in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel (Fig. 44 b) und in gleicher Weise in den folgenden Teilungsfiguren (Fig. 78) sich zu erkennen gibt, unwillkürlich die Meinung auf, daß in der vor der völligen Auflösung des Kerns erreichten Stellung der Kernelemente bereits im wesentlichen die Anordnung gegeben sei, in welcher die Elemente in der Äquatorialplatte der nächsten Spindel gruppiert sein werden; und daraus würde sich die Folgerung ergeben, daß die vier Kernelemente aus eigner Kraft, ohne die Wirkung der noch gar nicht in Aktion getretenen Archoplasmakugeln, sich zur Äquatorialplatte zusammenordnen.

Allein diese Annahme trifft nicht zu. Die Schleifengruppierung vor Auflösung des Kernbläschens und jene in der Äquatorialplatte der folgenden Teilungsfigur sind trotz ihrer Ähnlichkeit vollkommen unabhängig voneinander; die letztere geht nicht aus der ersteren hervor, sondern sie entsteht als etwas Neues, nachdem jene vorher vollständig verschwunden ist.

Es hängt dies zusammen mit der Art und Weise, in welcher die Auflösung des Kernbläschens sich vollzieht. Dieselbe geschieht nicht etwa so, daß einfach die Begrenzung der Vakuole, die Kernmembran, allmählich undeutlicher wird und schließlich durch ihr Verschwinden die Grenze von Kern und Zellsubstanz sich verwischt, sondern es geht der Auflösung der Vakuole eine sehr beträchtliche Schrumpfung derselben voraus, wie dies auch für den Ei- und Spermakern (Fig. 25, Taf. I), wenigstens in manchen Fällen, nachgewiesen werden konnte. Wie die aus der Teilung hervorgegangenen Kernelemente bei ihrer Umbildung in den gerüstförmigen Zustand die Kraft erlangen, die Zellsubstanz in einem gewissen Umkreis von sich zurückzudrängen, so scheinen sie, wenn sie in die Strangform zurückkehren, diesen Einfluß wieder zu verlieren, so daß nun die Zellsubstanz gegen den Raum, aus dem sie vorher verdrängt worden war, von neuem vordringt und von demselben Besitz ergreift. Oder auch so ließe sich sagen, daß die

Kernelemente, wenn sie sich in das Gerüst umzuwandeln beginnen, der Zellsubstanz Flüssigkeit entziehen und um sich ansammeln, und daß diese so zum Kernsaft gewordene Zellflüssigkeit nun wieder vom Cytoplasma aufgesogen wird. Geht diese Aufsaugung vor sich, noch ehe die Kernmembran gelöst ist, so muß sie zu einer Schrumpfung des noch intakten Bläschens führen, und so scheint es sich bei den uns vorliegenden Kernen zu verhalten. Der Kernraum wird (Fig. 77) fast bis auf das Volumen, welches die chromatischen Elemente beanspruchen, verkleinert, die Elemente selbst bei diesem Vorgang mehr und mehr zusammengedrängt und schließlich häufig zu einem ganz dichten Klumpen zusammengeknäuelt, aus dem nur hier und da ein freies Ende hervorragt, der aber im übrigen den Verlauf der einzelnen Schleifen zu verfolgen nicht mehr gestattet.

Erst aus dieser ganz unregelmäßigen Anordnung geht allmählich unter dem Einfluß der mittlerweile in Thätigkeit getretenen Archoplasmakugeln die regelmäßige Gruppierung der Äquatorialplatte hervor, ein Prozeß, dessen Betrachtung in den nächsten Abschnitt gehört. Daß diese neue Gruppierung der vier Schleifen aber mit jener vor der Kernauflösung nichts zu thun hat, das erhellt nun auch daraus, daß sich dieselbe in der Regel in einer zu der früheren senkrechten Richtung ausbildet, indem die Teilungsachsen der beiden primären Furchungskugeln zwar durchaus nicht immer, aber doch in der Mehrzahl der Fälle auf der des Eies senkrecht stehen.

Damit erhebt sich nun aber die Frage, welche Bedeutung denn jener so häufig zu beobachtenden regelmäßigen Gruppierung der Schleifen vor der Kernauflösung zukommt. Hat dieselbe — wie aus den vorhergegangenen Betrachtungen sich ergibt — keinen Zweck, so kann sie, meines Erachtens, nur als Nachwirkung einer früher bestandenen Anordnung, d. h. so erklärt werden, daß in ihr die Anordnung der den Kern erzeugenden Tochterelemente, die im ruhenden Kern vollkommen verschwunden war, wieder zum Vorschein kommt. Mit anderen Worten: die Übereinstimmung in der Gruppierung der Schleifen, die das Kerngerüst bilden, und jener, die aus demselben wieder hervorgehen, macht es in hohem Grade wahrscheinlich, daß jedes der vier neu auftretenden Elemente mit einem bestimmten in der vorausgegangenen Tochterplatte morphologisch identisch ist.

Diese Hypothese von der Individualität der Kernelemente, die

zuerst durch die Untersuchungen von RABL [1]) begründet, von mir (10) präzise formuliert und durch neue Thatsachen gestützt worden ist, soll an dieser Stelle nicht erschöpfend behandelt werden. Ich gedenke alle Momente, welche für die Entscheidung dieser Frage in Betracht zu ziehen sind, an einem anderen Orte zusammenzufügen. Dagegen scheint es mir notwendig, wenigstens kurz auf die Hypothese hinzuweisen, weil gewisse Besonderheiten der Kerne, die hier noch zur Sprache kommen sollen, nur im Lichte der oben ausgesprochenen Anschauung Sinn und Bedeutung erlangen.

Zunächst ist zu betonen, daß die Geschichte des Kerns, wie wir sie in diesem Abschnitte kennen gelernt haben, mit der Annahme, daß die Schleifen im ruhenden Kern als selbständige Gebilde fortbestehen, durchaus verträglich ist. Solange wir die einzelnen Elemente bei der Kernrekonstruktion haben verfolgen können, haben wir gesehen, daß dieselben zwar vielfach kleinere Abweichungen von ihrem ursprünglich gestreckten Verlauf erleiden, daß aber im großen und ganzen ihre Gruppierung vollkommen erhalten bleibt. Auch bei der Umformung der Schleifen in das Gerüst ließ sich, wenigstens in den Anfangsstadien, feststellen, daß die einzelnen Abschnitte einer jeden sich nicht regellos durch den ganzen Kernraum verteilen, sondern nur in einem gewissen Umkreis um den ursprünglichen Verlauf hinaus sich ausbreiten und daß sie untereinander in kontinuierlicher Verbindung bleiben. Für die Schleifenenden konnte dies, dank ihrer spezifischen Lage, während der ganzen Dauer des gerüstförmigen Zustandes mit Sicherheit nachgewiesen werden. Wenn nun bei der Retraktion des Gerüstes sofort und nicht etwa erst infolge einer nachträglichen Umlagerung eine Gruppierung der Schleifen zum Vorschein kommt, die mit der charakteristischen Lagerung der den Kern bildenden Elemente die größte Ähnlichkeit zeigt, so ist die Vermutung gerechtfertigt, daß die Verbindungen, welche die einzelnen Schleifen zu einem einheitlichen gerüstförmigen Körper vereinigten, nur scheinbare waren, daß es sich hierbei lediglich um eine dichte Aneinanderlagerung handelt, die, wie sie entstand, sich auch wieder löst, und daß nun alle Bälkchen des Retikulums, die aus e i n e m Element gebildet worden sind, wieder in einen einzigen ähnlich gestalteten Körper zusammenfließen.

---

1) C. RABL, Über Zellteilung. Morphol. Jahrbuch, Band X, 1885.

Jedenfalls ist diese Annahme weitaus die einfachste. Sie erklärt die Übereinstimmung in der Zahl und Gruppierung der Schleifen in der ungezwungensten Weise, während jede andere Annahme komplizierte Einrichtungen erforderlich machte, über die wir uns kaum eine Vorstellung bilden könnten.

Allein die Einfachheit der Erklärung ist es nicht allein, welche der Individualität der Kernelemente das Wort redet. Es lassen sich vielmehr an den Figuren ganz bestimmte Merkmale erkennen, welche an der Richtigkeit der aufgestellten Hypothese fast keinen Zweifel mehr lassen.

Rufen wir uns die Stellung ins Gedächtnis zurück, welche die vier Schleifen in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel zu einander einnehmen, so ist dieselbe vor allem insofern eine ganz bestimmte, als in der fertigen Platte nie zwei Schleifen einander kreuzen, sondern stets alle vier Elemente, mögen sie im übrigen verlaufen, wie sie wollen, nebeneinander in die Äquatorialebene eingeordnet sind. An der einzigen Ausnahme von dieser Regel, die ich unter vielen Hunderten von Eiern beobachten konnte (Fig. 61), suchte ich oben zu zeigen, daß eine solche Kreuzung zu einer regulären Teilung nicht führen kann.

Da die beiden Tochterplatten zufolge ihrer Bildungsweise in ihrer Schleifengruppierung den genauen Abklatsch der Aquatorialplatte darstellen, ist natürlich auch bei ihnen eine Kreuzung zweier Elemente nicht möglich; auffallend aber ist es, daß dieselbe auch zwischen den aus dem Kerngerüst wieder auftretenden Schleifen, wenigstens nach meinen Erfahrungen, niemals vorkommt.

Man muß hier allerdings unterscheiden zwischen verschiedenen Arten von Kreuzung: ob zwei Schleifen nur einen oder zwei Kreuzungspunkte haben. Der letztere Fall kommt sehr häufig zur Beobachtung, z. B. in Fig. 82 u. 83, der erstere, wie gesagt, nie. Und dieses Verhalten gewinnt unter dem Gesichtspunkte des individuellen Fortbestehens der chromatischen Elemente im ruhenden Kern sehr große Bedeutung.

Bei der Kernrekonstruktion läßt sich, wie wir oben gesehen haben, feststellen, daß die acht Schleifenenden isoliert und in ihrer Lage, wie sie in der Tochterplatte zu einander gestellt waren, persistieren, und die Erscheinungen beim Wiederauftreten der vier Elemente lassen keinen Zweifel, daß jedes neu erscheinende Schleifenende mit einem Ende einer in die Bildung des Kerngerüsts eingegangenen Schleife identisch ist. Für die Entscheidung unserer Frage, ob die ganzen Elemente die gleichen sind, handelt

es sich demnach wesentlich darum: Werden bei der Auflösung des Kerns die gleichen Enden wieder miteinander verbunden, die vorher als Enden eines und desselben Elements bestanden haben, oder herrscht in dieser Hinsicht völlige Willkür, sind es ganz beliebige Enden, die nun in einer Schleife zusammenkommen, oder endlich ist es vielleicht gar ein Gesetz, daß ein Umtausch eintritt, daß jedes Ende nun mit einem aus einer anderen Schleife stammenden sich vereinigt?

Diese Frage läßt sich auf Grund des auseinandergesetzten Stellungsverhältnisses mit großer Wahrscheinlichkeit im erstgenannten Sinne beantworten. Nehmen wir an, daß die neu auftretenden Schleifen die gleichen sind, wie die vor der Rekonstruktion vorhandenen, so ist eine e i n f a c h e Kreuzung derselben nicht möglich. Denn die Schleifenenden sind ja in ihren Fortsätzen gleichsam fixiert, die mittleren Abschnitte können sich zwar gegen ihre ursprüngliche Stellung verschieben, allein diese Verschiebung kann nur zu einer z w e i m a l i g e n Kreuzung zweier Schleifen — wie in Fig. 82 — führen, nie zu einer einfachen, für welche eine Ortsveränderung wenigstens e i n e s Schleifen e n d e s unerläßlich wäre. Da ich nun, wie oben erwähnt, in allen von mir untersuchten Fällen an den aus dem ruhenden Kern hervorgegangenen Elementen n i e m a l s eine einfache Kreuzung gefunden habe, die Schleifen vielmehr stets so angeordnet waren, daß man sie, unter Belassung der Enden an ihren Plätzen, in eine Stellung bringen könnte, wie sie in der vorausgegangenen Teilungsfigur möglich ist (vergl. Figur 82, 83 und die in c gegebenen Schemata), so ist damit ein Beweis für die Annahme der Schleifenindividualität geliefert. Ein Umtausch der Enden wäre zwar m ö g l i c h ohne Kreuzung, allein es wäre doch wunderbar, wenn eine solche, obgleich die Hälfte der Wahrscheinlichkeit für ihr Eintreten spräche, niemals sollte zustandekommen.

Noch beweiskräftiger ist ein zweites Verhalten. Wie im vorigen Abschnitt mitgeteilt worden ist, herrscht hinsichtlich der gegenseitigen Stellung der vier Schleifen in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel — abgesehen davon, daß die mittleren Abschnitte im allgemeinen dem Zentrum, die Enden der Peripherie zugekehrt sind — eine gewisse Mannigfaltigkeit. Neben regelmäßigen Sternformen, bei denen jedes Element in winkeliger Biegung einen Quadranten der kreisförmigen Platte bildet, kommen auch ziemlich unregelmäßige Bilder vor, wie ein solches in meiner Fig. 60 (Taf. III), andere bei VAN BENEDEN (Fig. 20 und 21,

Taf. XIX[bis]) gezeichnet sind. Die Gruppierung der Aquatorialplatte geht nun, wie aus dem Teilungsmodus sich ergibt, unverändert auf die beiden Tochterplatten über, die also hinsichtlich der gegenseitigen Anordnung ihrer Elemente vollkommen miteinander übereinstimmen. Bleiben nun, unserer Hypothese gemäß, die vier Schleifen einer jeden Tochterplatte in dem Gerüst des ruhenden Kerns selbständig, so müssen, da ja die Fixierung der Schleifenenden in den Kernfortsätzen eine Umlagerung nicht gestattet, auch die aus dem Gerüst wieder hervorgehenden Stränge in beiden Kernen die gleiche Gruppierung aufweisen. Und umgekehrt: läßt sich hier wirklich eine solche Übereinstimmung nachweisen, so ist damit eine neue, sehr kräftige Stütze für unsere Annahme gewonnen.

Ich habe viel Mühe darauf verwandt, festzustellen, ob eine solche Beziehung zwischen den beiden Schwesterkernen existiert. In der Mehrzahl meiner Präparate ist eine Entscheidung nicht möglich, weil das Entwicklungsstadium der beiden Furchungszellen in der Regel etwas verschieden ist; wenn die eine die vier Schleifen deutlich verfolgen läßt, zeigt die andere gewöhnlich einen noch mehr oder weniger gerüstförmigen oder bereits geschrumpften, in beiden Fällen nicht zu analysierenden Kern. Allein einige Male konnte ich doch den Fadenverlauf in beiden Schwesterkernen feststellen, und da ergab sich nun in der That für beide genau die gleiche Gruppierung.

Ein solcher, besonders schlagender Fall ist in Fig. 83 a und b wiedergegeben; beide Kerne sind in der gleichen Richtung gesehen und so nebeneinander gestellt, wie sich die Schleifen, ihrer Gruppierung nach, entsprechen. In Fig. 83 c ist schematisch eine Schleifenanordnung gezeichnet, wie sie in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel vorkommt und auf die sich die Gruppierung der Elemente in den Schwesterkernen a und b ohne Ortsveränderung der Schleifenenden zurückführen läßt. Eine weitere Erläuterung zu dieser Figur ist überflüssig. Auch in den vier anderen Fällen, welche mir eine Analyse der beiden Schwesterkerne gestatteten, bestand zwischen denselben hinsichtlich der Anordnung der chromatischen Elemente die gleiche Übereinstimmung; einer von diesen Fällen ist der in Fig. 76 gezeichnete, wo sich die Anordnung der Schleifen in beiden Kernen auf eine sehr regelmäßig sternförmige Äquatorialplatte zurückführen läßt.

Was nun diese Erscheinung für unsere Betrachtungen besonders wertvoll macht, das ist die vollkommene Sicherheit, mit

der wir behaupten können, daß die in Rede stehende Schleifengruppierung, an sich betrachtet, ohne alle Bedeutung ist. Es kann sich da weder um eine Anordnung handeln, die durch eine im ruhenden Kern für dessen Funktionen notwendige Struktur bedingt ist, noch um eine Vorbereitung zur nächsten Teilung — das stellen die Variationen, die wir von einem Ei zum andern (Fig. 81, 82, 83) wahrnehmen, außer Frage. Wenn also trotzdem, wie ich aus meinen allerdings nicht zahlreichen Beobachtungen schließen zu dürfen glaube, in beiden Furchungszellen stets genau die gleiche gegenseitige Stellung der vier Schleifen auftritt, so kann das nur darin seinen Grund haben, daß die beiden Schwesterzellen diese Anordnung aus einer gemeinsamen Quelle herleiten, d. h. daß sich in beiden, durch alle Phasen der Kernentwicklung hindurch, die von der Äquatorialplatte auf die beiden Tochterplatten vererbte Schleifengruppierung erhalten hat.

Fassen wir die ganze im Vorstehenden gegebene Argumentation noch einmal zusammen, so läßt sich kurz Folgendes sagen: Nachdem die allgemeine Übereinstimmung in der Zahl und Lagerung der chromatischen Elemente vor und nach dem Bestehen des ruhenden Kerns von vornherein die Vermutung nahe legt, daß jedes Element der Tochterplatte mit einem aus dem Kerngerüst wieder hervorgehenden Element identisch ist, läßt sich diese Anschauung noch fester begründen durch den Nachweis, daß 1) jedes neu auftretende Schleifen*ende* mit einem Ende der den Kern bildenden Schleifen identisch ist, und daß 2) je zwei vor der Rekonstruktion in einem Element verbundene Enden auch nach der Retraktion des Gerüsts wieder in einer und derselben Schleife vereinigt sind. Nur darüber geben die Figuren keinen Aufschluß, ob auch das *Mittelstück*, das diese Enden in beiden Zuständen in Verbindung setzt, seiner Substanz nach das gleiche ist. Hier wird wohl die Untersuchung anderer Kerne ergänzend eintreten können.

Ist die aufgestellte Hypothese richtig, so ergibt sich daraus, daß von den vier Schleifen, die wir in der Teilungsfigur einer Furchungszelle beobachten, zwei rein männlich sind oder, besser gesagt, vom Vater stammen, zwei von der Mutter. Die Bedeutung eines solchen Verhaltens für die Vererbungsfrage liegt auf der Hand.

Was die *Litteratur* über die Kerne der beiden primären Furchungskugeln betrifft, so haben wir zunächst die ziemlich spär-

lichen Angaben, die van Beneden in seinem großen Werk gemacht hat, zu betrachten. Auf die Behauptung (pag. 345), daß die Flemming'sche Phase: Knäuelform der Tochterkerne bei Ascaris megalocephala fehle, werde ich unten zu sprechen kommen; es wird sich zeigen, daß hier wesentlich ein Mißverständnis zu Grunde liegt. Die Umwandlung der Tochterelemente in das Gerüst hat van Beneden nicht verfolgt. Er findet nur, daß auf einem gewissen Stadium die Tochterplatten aus Chromatinkugeln bestehen, die, in unregelmäßiger Weise verteilt, durch feine Fädchen miteinander in Verbindung stehen. Offenbar ist damit ein Stadium gemeint, wie es in meinen Fig. 69 (Taf. IV) dargestellt ist. Außer dieser Chromatinplatte soll nun an dem Aufbau des neuen Kerns noch ein zweiter Bestandteil, ein achromatischer Körper, der sich zwischen die Tochterplatte und die „sphère attractive" einschiebt beteiligt sein. „C'est le corps achromatique du futur noyau fille, destiné à être envahi progressivement par la chromatine du jeune noyau en voie de formation" (pag. 344). Eine Widerlegung dieser ohne Zweifel irrtümlichen Angabe ist nicht mehr nötig, nachdem van Beneden in seiner neuen, gemeinsam mit A. Neyt veröffentlichten Arbeit betont (pag. 47), daß sich der neue Kern ausschließlich auf Kosten der chromatischen Elemente aufbaue.

Die charakteristischen Kernfortsätze finden sich schon in der ersten Abhandlung van Beneden's kurz erwähnt. Es heißt da (pag. 246): „L'on constate fréquemment que la charpente chromatique du jeune noyau se montre constituée d'une portion principale, centrale, et d'une portion accessoire, formant un bourrelet marginal plus ou moins séparé de la première. Je pense que la masse principale provient de la transformation progressive du disque chromatique proprement dit, tandis que les restes des méridiens chromatiques donnent lieu à la formation du bourrelet marginal; celui-ci est peut-être constitué de plusieurs lobes."

Über die Vorbereitung zur nächsten Teilung findet sich lediglich die Thatsache verzeichnet, daß aus jedem Kerne wieder vier Schleifen hervorgehen.

Die zweite Arbeit, die wir hier zu betrachten haben, ist die von Zacharias (9). Im Gegensatz zu van Beneden hebt Zacharias hervor (pag. 172), „daß erst wieder ein Knäuelstadium durchlaufen wird, ehe die wirkliche Ruheform zur Ausbildung kommt." Mir scheint, daß in diesem Punkt beide Autoren, wenn auch in sehr verschiedenem Grade, Unrecht haben: van Beneden darin, daß er durch seine Leugnung des „Tochter-

knäuels“ den Verlauf der Teilung im Ascaridenei zu dem bei anderen Zellen konstatierten in einen unbegründeten Gegensatz stellt; Zacharias darin, daß er als Knäuel eine Anordnung beschreibt und zeichnet (Fig. 35), die bei Ascaris sicherlich nicht vorkommt.

Wenn es sich darum handelt, festzustellen, was unter der Bezeichnung „Tochterknäuel (Dispirem)“ zu verstehen ist, so ist hierfür doch wohl die Darstellung, die Flemming als Begründer des Ausdrucks von dieser Phase gegeben hat, als maßgebend zu betrachten. Auf Seite 242 seines Zellenbuches spricht nun Flemming vom Dispirem und hebt für Kerne, die er als Beispiel dieser Phase anführt, hervor, daß „deutlich getrennte Fadenstücke vorhanden sind“. Allerdings ist Flemming der Meinung, daß „die Fadensegmente in den Knäueln sich großenteils durch Verschmelzung der Enden, vielleicht auch durch Zusammenschmelzung an Kreuzungsstellen, miteinander vereinigen mögen“; allein es ist dies lediglich eine, überdies mit ziemlicher Vorsicht ausgesprochene Hypothese und jedenfalls durch diese Ausdrucksweise nicht ein einfacher kontinuierlicher Faden für den Tochterknäuel postuliert. In dem neuen Werk über „die Kernteilung bei den Spermatocyten von Salamandra maculosa“ ist von einer Vereinigung der einzelnen Elemente zur Bildung des Dispirems überhaupt keine Rede; als Tochterknäuel werden Formen mit deutlich freien Schleifenenden beschrieben und gezeichnet.

Als Charakteristikum für diese Phase kann also keinesfalls ein einfacher kontinuierlicher Faden angesehen werden; zur Bildung eines solchen kommt es nach den neuesten Untersuchungen wahrscheinlich nirgends. Das Dispirem läßt sich vielmehr auf Grund der Darstellung von Flemming und anderen Autoren kurz charakterisieren als der Zustand der chromatischen Tochterelemente, in welchem diese bisher steif gestreckten und homogenen Körper durch Schlängelung, Strukturveränderung und Aussenden zarter seitlicher Fortsätze sich zur Bildung des Kerngerüstes anschicken. In diesem Sinn besteht das Dispirem nicht nur nach meinen oben dargelegten Beobachtungen, sondern auch nach denen von van Beneden und Neyt auch bei Ascaris megalocephala; und in diesem Sinne hat wohl auch Flemming den Tochterknäuel aufgefaßt, wenn er sich an den Präparaten von Zacharias von dem Vorhandensein dieser Phase bei Ascaris megalocephala überzeugt hat. Was aber Zacharias selbst als Tochterknäuel zeichnet, nämlich einen einfachen, korkzieherartig gewundenen, von einem Ende

des Kerns zum entgegengesetzten in höchster Regelmäßigkeit sich erstreckenden Faden, das kann ich für nichts anderes halten als ein Schema, welches der Natur sehr wenig entspricht.

Auch die Zeichnungen von ruhenden Kernen, die ZACHARIAS in Fig. 36 u. 40 (Taf. X) gibt, muß ich für stark schematisiert erklären.

Bei der Vorbereitung der Kerne zur Teilung zeichnet ZACHARIAS (Fig. 37) wieder mit größter Deutlichkeit einen einzigen Knäuelfaden. Ich beschränke mich darauf, diese von meinen Befunden so wesentlich abweichende Angabe einfach zu konstatieren.

Der charakteristischen Kernfortsätze wird in der Abhandlung von ZACHARIAS keine Erwähnung gethan. Daß dieselben in seinen Präparaten aber zu sehen sind, das wird durch einige seiner Figuren (37 u. 41, Taf. X) sehr wahrscheinlich gemacht.

In der jüngst erschienenen Arbeit von VAN BENEDEN und NEYT (14) wird der Entstehung der Kerne der beiden primären Furchungskugeln und den weiteren Schicksalen dieser Kerne eine ziemlich ausführliche Darstellung zu teil. Die Resultate, zu denen die beiden Autoren hier gelangen, stimmen vielfach mit den gleichzeitig von mir veröffentlichten Beobachtungen (15) überein. Besonders die Anfänge der Kernrekonstruktion, die Windungen und Knickungen der Tochterelemente, werden in ganz der gleichen Weise geschildert; desgleichen kommen VAN BENEDEN und NEYT zu dem Resultat, daß in den meisten Fällen die Schleifenenden in den Kernfortsätzen isoliert bleiben, also ein kontinuierlicher Knäuelfaden nicht zustandekommt.

Hinsichtlich der Entstehung des Kernbläschens sind die Resultate der belgischen Forscher, zum Teil der Beobachtung, zum Teil wohl nur der Auffassung nach, von den meinigen abweichend. Schon bei der Besprechung der Bildung von Ei- und Spermakern wurde darauf hingewiesen, wie sich VAN BENEDEN die Entstehung des ruhenden Kerns vorstellt. Während nach meinen oben dargelegten Resultaten die Kernelemente in einem bestimmten Umkreis Zellsaft um sich ansammeln und so eine einheitliche, eigentümlich gestaltete Vakuole abgrenzen, in der sie sich durch Aussenden feiner, sekundär miteinander anastomosierender Fortsätze zu einem schwammigen Gerüstwerk umbilden, handelt es sich nach VAN BENEDEN und NEYT bei der Bildung des Kernraumes zunächst um eine selbständige Aufquellung der einzelnen Elemente. Diese sollen zu dicken, wurstartigen Körpern (boyaux) anschwellen, in denen sich das Chromatin, wie ein in Wasser getauchter Schwamm, zu

einem zarten körnig-fädigen Retikulum ausdehnt. Erst allmählich sollen diese vier Körper (boyaux) zur Berührung und Vereinigung gelangen, womit dann die Ruheform des Kerns erreicht wäre.

Den Vergleich der Gerüstbildung mit dem Aufquellen eines Schwammes kann ich nach meinen Erfahrungen nicht für gerechtfertigt halten. Streng genommen, wäre damit gesagt, daß schon das scheinbar solide und homogene chromatische Element die Struktur eines, allerdings zusammengepreßten, Schwammes besitzt, eine Annahme, für die jeder Anhaltspunkt fehlt und die mir überdies ziemlich unwahrscheinlich vorkommt. Sodann ist der Vorgang des Aufquellens eines Schwammes doch ein ganz anderer, wie die Umwandlung der Kernelemente in das Gerüst. Sollte dieser Vergleich zutreffend sein, dann müßte das ganze Gerüstwerk, wie es im fertigen Kern, einem Schwamme in der That vergleichbar, besteht, gleich in den Anfangsstadien sichtbar sein, es müßten sofort alle Bälkchen und Maschen des fertigen Kerns vorhanden sein, nur mit dem Unterschied, daß die Bälkchen dicker, die Maschen enger wären. Thatsächlich ist jedoch der Verlauf ein ganz anderer. Besonders in frühesten Stadien, wo der Prozeß noch in seinen Einzelheiten verfolgt werden kann, läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß nicht von Anfang an aus jeder Schleife geschlossene Maschen hervortreten, sondern daß aus dem völlig solid erscheinenden Körper einfache Seitenzweige hervorsprossen, die erst durch sekundäre Verbindungen untereinander zur Bildung eines Retikulums, und zwar zunächst nur eines flächenhaft ausgebreiteten Netzwerks Veranlassung geben. Allem Anschein nach schreitet der Prozeß auch weiterhin in der gleichen Weise fort. Sonach läßt sich der Vorgang viel eher charakterisieren durch den von mir schon öfter gebrauchten Vergleich mit einem Rhizopoden, dessen Pseudopodien durch Verästelung und Anastomosen unter Umständen eine ganz ähnliche gerüstförmige Anordnung erzeugen können. Ein wesentlicher Unterschied bestände nur insofern, als sich der Chromatinkörper vollständig in das Retikulum auflöst, während der Rhizopodenleib nur einen Teil seiner Substanz zur Bildung seiner Fortsätze verwendet.

Die von van Beneden und Neyt beschriebene lange bestehende sichtbare Selbständigkeit der vier gerüstförmig umgewandelten Schleifen kann ich mir nur durch ein verschiedenes Verhalten unserer Objekte erklären, eine Verschiedenheit, die übrigens nichts Auffallendes hat. Schon bei der Bildung des Eikerns haben wir gesehen, daß zwar in der Regel die beiden chromatischen

Elemente, welche den Kern bilden, sofort von einer einheitlichen Vakuole umschlossen werden, daß aber in manchen Fällen jedes Stäbchen zunächst eine eigene Vakuole um sich erzeugt und daß diese beiden Bläschen für gewöhnlich wohl nachträglich miteinander verschmelzen, während sie in gewissen Fällen überhaupt nie zur Vereinigung gelangen. Auch für manche anderen Zellen ist ja schon seit langer Zeit der Nachweis geliefert worden, daß der neue Kern als eine Ansammlung kleiner Bläschen, deren jedes wohl einem chromatischen Element entspricht, auftritt, und daß diese erst später durch Verschmelzung eine einheitliche Vakuole bilden. So mag es auch in den von VAN BENEDEN und NEYT beobachteten Fällen bei Ascaris megalocephala sich verhalten; die vier „boyaux" wären demnach vier selbständige Kernvakuolen, die nachträglich zur Vereinigung gelangen.

Sehr abweichend von meinen Befunden ist endlich die Darstellung, welche VAN BENEDEN und NEYT von der Bildung der aus dem ruhenden Kern wieder hervortretenden Schleifen geben. Während ich in jedem Kernfortsatz, der einem Schleifenende seine Entstehung verdankt, auch wieder direkt einen einfachen axialen Chromatinfaden auftreten sehe, der an der Spitze der Aussackung sein Ende findet und damit zugleich das eine Ende einer der vier neuen Schleifen darstellt, soll nach VAN BENEDEN und NEYT in einen jeden dieser Kernfortsätze ein Chromatinfaden eintreten, bis zur Spitze verlaufen, hier umbiegen und wieder in das zentrale Bläschen zurückkehren. Dementsprechend sollen die Enden der definitiven vier Schleifen nicht von Anfang an vorhanden sein, sondern erst durch Segmentierung zweier ringförmig geschlossener Knäuelfäden entstehen, und zwar sollen die zwei Segmentierungspunkte eines jeden dieser Fäden an den erwähnten Umbiegungsstellen in den Ausbuchtungen der Vakuole ihre Lage haben. Aus diesem letzteren Verhalten wird der Schluß gezogen, daß die Substanz, die in e i n e r an dem Aufbau des Kerns beteiligten Schleife vereinigt war, nun auf z w e i Elemente verteilt wird.

So sehr nun diese Resultate auf den ersten Blick den meinigen zu widersprechen scheinen, so glaube ich dieselben doch unter gewissen Voraussetzungen auf das von mir beschriebene Verhalten zurückführen zu können. Jedenfalls darf ich behaupten, daß meine Ergebnisse an günstigeren Objekten gewonnen sind als die der belgischen Autoren; denn meine Beobachtungen sind zum großen Teil an Kernen angestellt, welche bis zu ihrer Auflösung acht oder wenigstens sieben deutlich ausgeprägte Fortsätze auf-

weisen, während van Beneden und Neyt, wie es scheint (Fig. 21, 22, 23, Taf. VI), nur Kerne mit vier Fortsätzen studiert haben, an denen gerade der wichtigste Punkt: die Beziehung der neuen Schleifenenden zu den früheren, gar nicht mit Sicherheit festgestellt werden kann.

Fragen wir uns, wie ein solcher Kern mit nur vier Aussackungen entstanden sein kann, so ist einmal die Möglichkeit gegeben, daß vier Schleifenenden der Tochterplatte vollständig in das zentrale Kernbläschen aufgenommen worden sind und nur die vier anderen zur Entstehung von Fortsätzen Veranlassung gegeben haben, sodann ist es aber auch möglich, daß eine oder die andere Ausbuchtung zweien sehr nahe zusammengelagerten Enden ihre Entstehung verdankt, ja selbst, daß jeder der vier Fortsätze zwei Schleifenenden umschließt. Diesen letzten Fall nun möchte ich für die von van Beneden und Neyt beschriebenen Kerne annehmen und ich finde für diese Vermutung einen bestimmten Anhaltspunkt in Fig. 21 (Taf. VI) dieser Autoren, indem die vier Fortsätze des hier gezeichneten Kerns mindestens doppelt so stark entwickelt sind als die Aussackungen in meinen Präparaten, welche nur ein Schleifenende enthalten. Trifft aber diese Voraussetzung zu, dann lassen sich die Beobachtungen der belgischen Forscher mit meinen Resultaten sehr wohl in Einklang bringen. Zunächst verliert die Angabe, daß in jeder Ausbuchtung des Kerns ein doppelter Chromatinfaden auftritt, alles Auffallende; denn ein Fortsatz, der zwei Schleifenenden der Tochterplatte in sich aufgenommen hat, muß auch nach meinen Befunden wieder zwei Enden aus sich hervorgehen lassen, wie dies in meiner Fig. 82 zu sehen ist und wie ich es auch an vielen anderen Kernen, nicht selten mehrfach an einem Kern, beobachtet habe. Solche Kerne sind an sich nicht imstande, über die Beziehungen der neuen Schleifen zu den früheren Auskunft zu geben; sie werden einer Beurteilung erst zugänglich, wenn man sich an Kernen mit acht Fortsätzen überzeugt hat, daß in einer jeden dieser acht Aussackungen stets nur ein einziges Schleifenende seine Entstehung nimmt. Hat man aber darüber vollkommene Sicherheit erlangt, dann ist man auch berechtigt, nach diesen klaren typischen Fällen jene nicht direkt zu analysierenden zu beurteilen und demgemäß zu behaupten, daß jeder Kernfortsatz, aus dem zwei Schleifenenden hervorgehen, auch zwei Enden in sich aufgenommen hat. So wäre das Bild, das v. Beneden und Neyt in ihrer Fig. 23 (Taf. VI) von der Bildung der vier neuen Schleifen geben, mit

meinen Resultaten sehr gut zu vereinigen. Was aber das vorhergehende (Fig. 22) betrifft, wo die vier Schleifen noch paarweise zu zwei ringförmig geschlossenen Knäuelfäden verbunden sein sollen, so möchte ich bemerken, daß diese Verbindung sehr wohl eine scheinbare sein kann, indem auch nach meinen Erfahrungen zwei in einem Fortsatz vereinigte Schleifenenden sehr häufig auf eine kürzere oder längere Strecke miteinander verschmolzen zu sein scheinen. Daß es sich hierbei aber nur um eine dichte Aneinanderlagerung handelt, das geht aus dem Studium der mit acht Fortsätzen ausgestatteten Kerne aufs deutlichste hervor.

Ich glaubte eine solche Deutung der von van Beneden und Neyt gelieferten Darstellung versuchen zu dürfen, weil ich der Richtigkeit des von mir beschriebenen Verhaltens vollkommen sicher bin und weil es mir im höchsten Grade unwahrscheinlich vorkommt, daß die Entwicklung der gleichen Eiart in so fundamental verschiedener Weise verlaufen sollte.

VII. Archoplasma und Centrosomen in den beiden primären Furchungskugeln.

Die Verhältnisse, die wir in diesem Abschnitt zu betrachten haben, lassen sich, trotz ihrer Wichtigkeit, ziemlich kurz beschreiben, einmal wegen ihrer Einfachheit, sodann, weil sie mit ganz ähnlichen Vorgängen im befruchteten Ei die größte Übereinstimmung aufweisen. Am Schluß des V. Abschnittes haben wir gesehen, wie in jeder neu gebildeten Tochterzelle ein Centrosoma besteht als das eine Polkörperchen der Spindel, um welches sich nun die Polradien und die von den Tochterschleifen losgelösten Spindelfasern zu einer dichten körnigen Kugel kontrahieren. Diese Kugel besitzt die Größe einer der beiden im Ei vor der Teilung vorhandenen Archoplasmakugeln und ist ja in der That in allen ihren Teilen mit einer solchen identisch. Der weitere Verlauf ist nun, kurz gesagt, der, daß nach erfolgter Verdoppelung des Centrosomas, gerade wie im Ei, die einfache Kugel sich in zwei zerteilt, daß diese auseinanderrücken und unter Umwandlung zu fädigen Strahlensonnen die mittlerweile aus dem aufgelösten Kern hervorgegangenen chromatischen Elemente zwischen sich fassen und gemeinsam mit ihnen die nächste karyokinetische Figur erzeugen. Nur läßt sich, hauptsächlich infolge günstigerer optischer Be-

dingungen an diesem Vorgang in den Furchungskugeln ein sehr wichtiger Punkt genauer feststellen, als es im Ei möglich war.

In dem Referat meines Vortrags (10), in dem sich die Schicksale von Centrosoma und Archoplasma in den Blastomeren kurz beschrieben finden, heißt es (p. 80), daß die aus den Spindelfasern und Polradien kontrahierte kugelige Ansammlung körniger Substanz sich „ziemlich gleichmäßig in der Zelle ausbreite“ und sich erst später wieder um das noch einfache Zentralkörperchen zusammenziehe. Diese Angabe bezieht sich auf Präparate, an denen ich zwar im nächsten Umkreis um das Centrosoma, durch den bekannten hellen Hof von demselben getrennt, noch eine dichtere Anhäufung des körnigen Archoplasmas nachweisen konnte, dagegen nach außen gegen die übrige Zellsubstanz mir eine Abgrenzung durchaus nicht möglich war. Später habe ich dann andere Präparate zu Gesicht bekommen, wo auf allen Stadien bis zur Verdoppelung des Zentralkörperchens das Archoplasma als kugelige oder ellipsoide Anhäufung sich scharf gegen das Cytoplasma absetzt. Für meine Zeichnungen (Fig. 71, 73, 74, 75) habe ich Präparate dieser letzteren Art ausgewählt, ohne damit dem zuerst beschriebenen Verhalten weniger Realität zuerkennen zu wollen. Es scheint mir vielmehr, daß in dieser Hinsicht eine gewisse Variabilität herrscht, die vielleicht in einer verschieden raschen Entwicklung der Eier ihren Grund hat, daß bei langsamerem Verlauf, d. h. bei längerem Bestehen der ruhenden Zelle die aus der Strahlensonne entstandene körnige Kugel sich mehr oder weniger weit in der Zellsubstanz ausbreitet, während bei rascher Aufeinanderfolge der Teilungen hierzu keine Zeit bleibt. Wir haben ja ganz die gleichen Differenzen auch im Ei kennen gelernt, indem hier die um das Spermatozoon zusammengezogene Archoplasmakugel bald in dieser Form bis zu ihrer Teilung fortbesteht, bald in den Zwischenstadien auf einen größeren Umkreis, ja über den ganzen Zellraum sich zerstreut.

In allen Fällen — und das ist das Wichtige — läßt sich das Centrosoma, das als Polkörperchen der Spindel in die eine Tochterzelle übergetreten ist, auch weiterhin mit Sicherheit nachweisen. Es ist ein kleines kugeliges Körperchen, etwa von der gleichen Größe, die es im Ei bei seinem ersten Auftreten (Fig. 33) erkennen ließ, wie dort durch starkes Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet und dank dem hellen Hof, der es vom Archoplasma trennt, leicht nachweisbar.

Auf einem gewissen Stadium teilt sich das Centrosoma.

Wir haben im Ei an Stelle des anfangs nur in der Einzahl vorhandenen Zentralkörperchens (Fig. 32) nach einiger Zeit deren zwei gefunden (Fig. 33) und als wahrscheinlich hinstellen können, daß diese zwei Centrosomen aus dem vorher einfachen durch Teilung entstanden sind. In den Furchungskugeln läßt sich diese Entstehungsweise mit voller Sicherheit verfolgen. Die ersten Stadien des Teilungsprozesses sind natürlich bei der Kleinheit des Objekts nicht klar zu erkennen. Immerhin glaube ich in manchen Präparaten an dem noch einfachen kugeligen Körperchen längs eines größten Kreises eine seichte Furche wahrnehmen zu können, die als erste Andeutung einer Trennung in zwei Hälften zu deuten wäre. Allein hier sind Täuschungen nicht ausgeschlossen. Wirklich beweisend dagegen sind solche Bilder, wo man bereits, dicht benachbart, zwei Centrosomen konstatieren kann, die durch ein deutliches Fädchen noch in unzweifelhafter Verbindung stehen. Ein solches Stadium ist in Fig. 75 dargestellt. Der helle Hof, der in Form einer Hantel nicht nur die Centra selbst, sondern auch deren Verbindungsstück umgibt, verleiht dem Bilde in der Regel eine Deutlichkeit, die nichts zu wünschen übrig läßt.

Wie es Fig. 75 in der unteren Zelle zeigt, so fand ich auch in den meisten anderen Fällen das verbindende Fädchen nicht gerade zwischen den beiden Tochtercentrosomen ausgestreckt, sondern bald stärker, bald schwächer gekrümmt.

Bei etwas größerer Entfernung der beiden Körperchen voneinander ist das Verbindungsfädchen verschwunden und damit die Teilung vollendet. Man sieht noch eine Zeit lang eine Körnchenfreie Straße zwischen den beiden Tochtercentrosomen hinziehen, bis auch diese schließlich nicht mehr nachweisbar ist.

Die weitere Entwicklung ist nun so völlig identisch mit der für das Ei beschriebenen, daß eine ins einzelne gehende Darstellung überflüssig ist. Wie dort quellen die beiden Zentralkörperchen, indem sie sich immer weiter voneinander entfernen, zu ziemlich großen blassen Kugeln mit einem zentralen Korn auf; das Archoplasma streckt sich dieser Entfernung entsprechend zur Ei- und Hantelform (Fig. 75, 76) und schnürt sich schließlich zu zwei Kugeln durch (Fig. 77). Genau wie im Ei ordnen sich dann die Archoplasmamikrosomen zu radialen Reihen und wandeln sich in Fibrillen um, die nach allen Richtungen über den ursprüng-

lichen Umfang der Kugel hinausstrahlen. In gleicher Weise wie im Ei erfolgt endlich durch das Zusammentreten dieser Fädchen mit den chromatischen Elementen des Kerns die Bildung der Spindel, nur daß dieser Vorgang in den Furchungskugeln wegen der dichten Zusammenhäufung der vier Schleifen in einem Kern nicht so klar in seinen Einzelheiten verfolgt werden kann.

Diese allgemeine Darstellung, in welcher wir die Schicksale des Archoplasmas und seiner Centra nur für sich allein betrachtet haben, ist nun noch nach zwei Richtungen zu ergänzen:

1) hinsichtlich der zeitlichen Beziehung der einzelnen Phasen zum Entwicklungszustand des Kerns,

2) hinsichtlich der Lagerung des Archoplasmasystems zum Kern und in der Zelle.

Der erste Punkt läßt sich mit wenigen Worten erledigen. Die Umwandlung der aus den Polradien und Spindelfasern zusammengesetzten Strahlensonne in die gleichmäßig körnige Kugel ist gewöhnlich auf einem Stadium vollzogen, wo sich um das Kerngerüst die ersten Spuren der Membran nachweisen lassen. In manchen Fällen jedoch ist die strahlige Struktur auch noch später zu erkennen.

Die Teilung des Centrosomas geschieht, wenn wir die zweifelhaften Anfangsstadien außer Acht lassen, zur Zeit, wo in dem völlig ausgewachsenen Kern die Knäuelbildung beginnt. Auf Stadien, wo sich im Kern die vier aus dem Gerüst entstandenen Schleifen isoliert verfolgen lassen, ist die Archoplasmaanhäufung hantelförmig geworden, zur Zeit der Kernauflösung ist dieselbe zu zwei völlig getrennten Kugeln durchgeschnürt. In allen von mir beobachteten Fällen sind diese zeitlichen Beziehungen ziemlich genau die gleichen. Erwähnenswert ist, daß sie zugleich mit den für das Ei festgestellten vollkommen übereinstimmen.

Weniger konstant sind die räumlichen Beziehungen. In den Anfangsstadien allerdings sind keine besonderen Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Eiern zu erkennen. Das Centrosoma behält die Lage, die es als Polkörperchen der Spindel eingenommen hat, zunächst bei, d. h. es bildet die Spitze eines senkrechten Kegels, dessen Basis von dem entstehenden Kernbläschen gebildet wird. Die Lage der Archoplasmakugel ist damit zugleich bestimmt. Auf späteren Stadien zeigt sich eine immer weiter gehende Variabilität. Das Zentralkörperchen kann weiter vom Kern wegrücken, als es in der Teilungsfigur von seiner Tochterplatte entfernt war, und in diesen Fällen findet sich zwischen den Kern

und die demselben zugekehrte Seite der Archoplasmakugel eine bald schmälere, bald breitere Schicht homogener Zellsubstanz eingeschoben (Fig. 71). In anderen Eiern ist das Centrosoma umgekehrt sehr nahe an den Kern herangetreten, womit eine oft ziemlich beträchtliche Abplattung der dicht an die Kernmembran angeschmiegten Archoplasmaanhäufung verbunden ist (Fig. 74).

Abgesehen von diesen Lageverschiebungen, die sich in der Richtung der alten Teilungsachse vollziehen, kommen nun, wenn auch seltener, andere vor, in denen das Centrosoma seitlich aus seiner ursprünglichen Lage sich entfernt. Die Archoplasmakugel kann von der Polseite des Kerns nach irgend einer anderen Seite mehr oder weniger weit abrücken, unter Umständen so weit, daß sie mit einem Teil der Kernfortsätze in Berührung kommt.

Diese Verschiebungen sind natürlich auch in den späteren Stadien noch sichtbar, wenn nicht hier sogar noch weiter gediehen (Fig. 76).

Die Teilungsrichtung des Zentralkörperchens, d. h. die Verbindungslinie der beiden noch in Zusammenhang befindlichen Tochtercentrosomen, steht gewöhnlich auf der Achse der ersten Furchungsspindel senkrecht; sie kann aber auch mehr oder weniger schief zu derselben gerichtet sein (Fig. 75). Desgleichen ist die Orientierung der Verbindungslinie der beiden Centrosomen nach erfolgter Teilung des Archoplasmas eine sehr variable. Diese Linie kann einerseits auf der vorhergegangenen Teilungsachse senkrecht stehen, andererseits derselben parallel gerichtet sein, und zwischen diesen Extremen existieren alle Mittelstufen einer schiefen Stellung (Fig. 77). Ganz das Gleiche gilt auch für die neue Teilungsachse nach der völligen Ausbildung der karyokinetischen Figur (Fig. 78).

Zwischen den beiden Schwesterzellen besteht hinsichtlich der Stellung ihrer Teilungsfiguren durchaus keine gesetzmäßige Beziehung. Jede denkbare Lagerung der beiden Teilungsachsen zu einander scheint in der That vorzukommen.

Von besonderem Interesse ist die aus den beschriebenen Lageverschiedenheiten sich ergebende räumliche Unabhängigkeit der ruhenden Archoplasmakugel, sowie ihrer Teilstücke, vom Kern. Wenn auch in der Mehrzahl der Fälle (VAN BENEDEN und NEYT zeichnen nur solche) die Archoplasmaansammlung ihre Lage an der Polseite des Kerns beibehält und dann weiterhin die beiden Tochterkugeln eine symmetrische Stellung zum Kern

einnehmen, so beweisen doch die Abweichungen zur Genüge, daß es sich bei jener regelmäßigeren Anordnung nicht um eine gesetzmäßige Beziehung handelt, sondern nur um ein bedeutungsloses Fortbestehen eines bei der vorausgehenden Entwicklung geschaffenen und dort notwendigen Lageverhältnisses. Auch im Ei fehlt, wie im IV. Abschnitt ausführlich auseinandergesetzt worden ist, jede Gesetzmäßigkeit in den räumlichen Beziehungen zwischen den beiden Geschlechtskernen einerseits und den Centrosomen mit ihren Archoplasmakugeln andererseits.

Wenn wir im Vorstehenden bei jeder Gelegenheit eine vollkommene Übereinstimmung zwischen dem befruchteten Ei und seinen beiden Tochterzellen hinsichtlich des Verhaltens von Archoplasma und Centrosomen hervorheben konnten, so muß hier doch auch noch einmal auf einen sehr wesentlichen Unterschied zwischen beiden aufmerksam gemacht werden, der, bei der sonstigen Gleichartigkeit des Prozesses in der Mutter- und Tochterzelle, um so bedeutsamer erscheint. Dieser Unterschied liegt in dem ersten Auftreten der in Rede stehenden Strukturen im Ei einerseits, in der Furchungszelle andererseits.

Die letztere besitzt ihr ganzes Archoplasmasystem sofort bei ihrer Entstehung in der einen Hälfte der achromatischen Teilungsfigur: dem Polkörperchen mit seinen fädigen Strahlen. Es ist dies die durch Teilung entstandene Hälfte des Archoplasmasystems der Mutterzelle (des befruchteten Eies), die nun — wie der Tochterkern wieder zum Mutterkern wird — so gleichfalls in der Furchungszelle wieder ein Ganzes darstellt, das, abermals sich teilend, die gleichen Organe für die beiden Tochterzellen liefert. So schreitet dieser Prozeß von einer Generation zur nächsten stets in gleicher Weise fort: jede Tochterzelle erhält bei ihrer Entstehung in der ihr zukommenden Hälfte der achromatischen Teilungsfigur die Hälfte des Archoplasmasystems der Mutterzelle, aus welcher Hälfte sich nach vorausgegangener Teilung wieder eine g a n z e karyokinetische Figur erzeugt.

Daß dies im befruchteten Ei nicht so sein kann, ließe sich durch eine einfache Überlegung von vornherein angeben. Denn das befruchtete Ei ist ja ein Verschmelzungsprodukt aus z w e i Zellen. Würden sich nun diese beiden Zellen ebenso verhalten, wie eine Furchungszelle, d. h. würden sie, wie jene, bei ihrer Entstehung ein vollständiges Archoplasmasystem mit einem Centrosoma erhalten, dasselbe weiterhin bewahren und schließlich durch Teilung verdoppeln, so müßten im befruchteten Ei (nach Ab-

trennung des zweiten Richtungskörpers) von Anfang an zwei und später durch deren Teilung vier Archoplasmakugeln vorhanden sein, die nun eine vierpolige karyokinetische Figur erzeugen müßten. Da dies nicht der Fall ist, vielmehr im befruchteten Ei, gerade wie in den Furchungszellen, aus einer zunächst einfachen Kugel deren zwei entstehen, so muß entweder die Eizelle, oder die Samenzelle, oder es müssen beide in ihrer Konstitution von den Furchungszellen verschieden sein.

Dieses Resultat einer einfachen Erwägung findet durch die im IV. Abschnitt niedergelegten Thatsachen eine entschiedene Bestätigung. Es kann nach den dort ausführlich erörterten Befunden einerseits als gewiß gelten, daß die archoplasmatische Substanz des befruchteten Eies, wenigstens zum weitaus größten Teil, der Eizelle entstammt, während andererseits mit großer Wahrscheinlichkeit behauptet werden darf, daß das Centrosoma vom Spermatozoon geliefert wird. Die Tragweite eines solchen Verhältnisses, das in gleicher Weise auch für andere Eier zu gelten scheint, habe ich bereits in einem mittlerweile erschienenen Vortrag (25) kurz dargelegt.

Von Litteratur, soweit sie sich auf die in diesem Abschnitt besprochenen Verhältnisse bezieht, erfordern nur die Angaben von van Beneden und Neyt (14) eine kurze Betrachtung. Während van Beneden in seiner ersten Abhandlung nur angeben konnte, daß das Polkörperchen mit seiner „sphère attractive" nicht in den Kern aufgenommen wird, sondern noch eine Zeit lang neben dem in Rekonstruktion begriffenen Kern nachweisbar bleibt, konnten die beiden genannten Autoren in ihrer neuen Arbeit auch die weiteren Schicksale der in Rede stehenden Gebilde verfolgen. Sie konnten, in gleicher Weise wie ich (10), feststellen, daß das Centrosoma außerhalb des Kerns bestehen bleibt, daß es sich nach einiger Zeit teilt, daß die beiden Hälften sich voneinander entfernen und dementsprechend eine Streckung und schließliche Teilung der Archoplasmakugel (sphère attractive) eintritt.

Allein neben dieser vollkommenen Übereinstimmung zwischen unseren Beobachtungen, soweit es sich um den Verlauf an sich handelt, besteht eine sehr beträchtliche Differenz zwischen meinen Befunden und denen der belgischen Forscher hinsichtlich der zeitlichen Beziehungen der einzelnen Phasen zu dem jeweiligen Entwicklungszustand des Kerns. Während ich die

Teilung des Centrosomas erst auf Stadien beobachten kann, wo das Kerngerüst sich bereits wieder in die einzelnen Fäden zu kontrahieren beginnt, zeigt sich diese Teilung in den Präparaten der belgischen Forscher schon in den ersten Phasen der Kernrekonstruktion, ja unter Umständen (Fig. 7, Taf. I) noch früher. Die Hantelform der Archoplasmaansammlung, die an meinen Eiern zu einer Zeit besteht, wo sich im Kern bereits die vier Schleifen einzeln verfolgen lassen, findet sich nach van Beneden und Neyt gleichzeitig mit dem ruhenden Kern, und in ihren Präparaten mit Anfangsstadien des Knäuels (Fig. 11, Taf. I) sind bereits zwei vollkommen getrennte Archoplasmakugeln vorhanden, während sich, wie gesagt, in meinen Präparaten um diese Zeit erst die Teilung des Zentralkörperchens vollzieht.

Wie im IV. Abschnitt berichtet worden ist, bestehen die gleichen Verschiedenheiten zwischen meinen Befunden und denen van Beneden's und Neyt's auch für das Ei. Hier wie dort entspricht einem bestimmten Stadium der Kernmetamorphose in den Präparaten der belgischen Forscher eine viel frühere Phase der Archoplasma-Umbildungen als in meinen Präparaten. Vielleicht hängen diese Unterschiede mit einer verschieden raschen Entwicklung der Eier zusammen.

VIII. Abnormes und Pathologisches.

Beim Studium meiner Präparate habe ich stets mit besonderer Aufmerksamkeit auf solche Eier geachtet, welche in irgend welcher Weise Abweichungen von dem normalen Zustand darzubieten schienen. Denn fast jede abnorme Figur wird ja, indem sie von den mehrfachen, ja oft vielen Möglichkeiten, welche wir als Ursachen und Bedingungen einer Erscheinung zunächst zulassen müssen, die eine oder andere ausschließt, unsere Einsicht fördern und unser Urteil fester gestalten müssen.

Seitdem wir durch die grundlegenden experimentellen Untersuchungen der Brüder Hertwig gelernt haben, viele der interessantesten pathologischen Zustände in Zellen an geeigneten Objekten **künstlich** zu erzeugen, mag es vielleicht als eine überflüssige Mühe erscheinen, die gleichen oder ähnliche Erscheinungen als **zufällige** Vorkommnisse aus Tausenden von normal sich entwickelnden Eiern herauszusuchen. Allein es kommt uns ja

nicht nur darauf an, einen abnormen Zustand überhaupt kennen zu lernen, sondern auch, ihn gerade an einem Objekt zu studieren, das vermöge der Beschaffenheit seiner einzelnen Teile die günstigsten Bedingungen für die Untersuchung darbietet; und da stehen eben nach allen bisherigen Erfahrungen die Eier von Ascaris megalocephala obenan. Darum würde es sich wohl verlohnen, gerade an diesen, experimenteller Beeinflussung nicht zugänglichen Eiern abnormen und pathologischen Entwicklungszuständen eine besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Leider ist die Zahl solcher abnormer Eier in meinen Präparaten nur eine sehr geringe. Einige davon, die hier zu besprechen wären, so die Fig. 45—47, 61, 62, 63, 73 u. 84 habe ich schon an verschiedenen Stellen vorweggenommen, weil sie die aus den normalen Bildern gezogenen Folgerungen in wirksamer Weise unterstützen konnten. Hier bleiben nur noch einige weiter abliegende Fälle übrig von sehr verschiedener Art.

Den Anfang mag das Ei machen, das in Fig. 94 abgebildet ist. Dasselbe fand sich unter Eiern, deren Geschlechtskerne, zur Teilung vorbereitet, je zwei leicht zu verfolgende Knäuelfäden erkennen lassen. Das zu besprechende Ei hat in normaler Weise die beiden Perivitellinhüllen und zwei Richtungskörper gebildet und zeigt, wie die umliegenden, im Kern zwei Chromatinschleifen. Allein während die anderen Eier z w e i solche Kerne (Ei- und Spermakern) besitzen, findet sich in unserem Ei nur ein einziger Kern. Dagegen enthält das Ei außerdem, der Oberfläche dicht angelagert, ein unzweifelhaftes Spermatozoon.

Um auf Einzelheiten einzugehen, so stimmt der Kern in seiner Größe mit einem der normalen Geschlechtskerne des gleichen Stadiums überein. Dieser Umstand, sowie das Vorhandensein von nur zwei Kernfäden schließt die Möglichkeit, daß hier ein durch Verschmelzung entstandener erster Furchungskern vorliege, aus und läßt nur die Deutung des Kerns als E i k e r n zu. Ein Spermakern also fehlt, und die Ursache dieses Mangels gibt uns das Präparat selbst zu erkennen: das eingedrungene Spermatozoon ist aus einem Grund, den wir nicht kennen, dicht unter der Eioberfläche liegen geblieben und hat sich nicht weiter entwickelt. Der Kern des Samenkörpers ist von gleicher Größe, Form und Färbbarkeit und ebenso homogen, wie der eines freien Spermatozoons, und der Protoplasmakörper zeigt etwa das Aussehen, wie normal während der Bildung des ersten Richtungskörpers. Auffallend an demselben ist nur das eine, daß er nicht die geringste Spur von Färbung aufweist, während er unter gewöhn-

lichen Verhältnissen auch noch als spärlicher Rest seine Affinität für Karmin bewahrt.

Was das Präparat zunächst lehrt, das ist, daß der Vorgang der Richtungskörperbildung mit allem, was daran hängt, vor sich gehen kann, ohne daß das Spermatozoon die sonst während dieser Zeit erfolgenden Umbildungen erfährt. Es scheint vielmehr, daß der einmalige Anstoß, den das Spermatozoon bei seinem Eindringen, sei es in mechanischer oder chemischer oder irgend einer anderen Weise gibt, ausreicht, um den Prozeß der Eireifung ins Rollen und zum Ablauf zu bringen. Es würde dies ja am besten übereinstimmen mit dem Umstand, daß die Bildung der Richtungskörper ohne Zweifel einmal ein vom Eindringen des Samenkörpers unabhängiger Vorgang war, der erst sekundär in Abhängigkeit davon getreten ist, — eine Änderung, die wohl dadurch zustandekam, daß lediglich die Einleitung der Reifungsvorgänge von dem Eindringen des Spermatozoons abhängig gemacht wurde.

Merkwürdiger ist an unserem Ei, daß nicht nur die Bildung der Richtungskörper in normaler Weise abläuft, sondern daß weiterhin auch der Eikern sich wie gewöhnlich entwickelt, d. h. sich, durch die Kontraktion seines Kerngerüstes zu zwei Schleifen, für die Furchung vorbereitet. Während die Eireifung ja bei vielen Eiern vom Spermatozoon unabhängig ist, sehen wir doch die Vorbereitung der weiblichen Kernsubstanz zur Furchung sonst überall entweder erst nach der Vereinigung des Eikerns mit dem Spermakern oder wenigstens unter gleichzeitiger Entwicklung des männlichen Kerns sich vollziehen. Unser Ei lehrt, daß auch das letztere nicht unerläßlich ist.

Die interessanteste Frage, die sich an den Fall knüpft, ist jedenfalls die: Wie würde sich das Ei weiter entwickeln? Vor allem: würde es sich teilen?

Ich glaube, daß diese Frage verneint werden muß. Denn zur Teilung genügt ja nicht die Metamorphose des Kerns, sondern es sind auch Organe des Zellkörpers, die beiden Archoplasmakugeln mit ihren Centrosomen, notwendig. Und diese Organe, die auf dem fraglichen Stadium und in allen umliegenden Eiern deutlich zu erkennen sind, fehlen in unserem Ei vollständig. Die körnige Substanz, das Archoplasma, ist zwar zerstreut vorhanden, aber es fehlen die dasselbe beherrschenden Centra, ohne die eine Teilung nicht möglich ist.

Dieser Mangel in unserem Ei gegenüber gleichalterigen anderen muß, meines Erachtens, als das wichtigste Verhalten an dem

Präparat hervorgehoben werden. Denn dadurch wird einerseits aufs neue und schlagendste der in dieser Arbeit schon wiederholt ausgesprochene Satz bestätigt, daß die für die Teilung notwendigen Umbildungen im Kern und in der Zellsubstanz zwei voneinander unabhängige Vorgänge sind, die nur für gewöhnlich geregelt ineinandergreifen; andererseits kann der Mangel der Teilungscentra in einem, soweit wir sehen, ganz gesunden Ei wohl nur dem allein abnorm sich verhaltenden Spermatozoon zur Last gelegt werden. Daraus würde sich aber als einfachste Annahme ergeben, daß die Centrosomen, wo sie vorhanden sind, dem Spermatozoon entstammen, eine Annahme, für die ja nicht nur die im IV. Abschnitt beschriebenen Verhältnisse normaler Eier sprechen, sondern die auch durch die Vergleichung mit dem Befruchtungsvorgang bei anderen Tieren in hohem Grade wahrscheinlich gemacht wird.

Eine ganz andere Art von Abnormität zeigen die in Fig. 88 bis 92 abgebildeten Eier. Es handelt sich an diesen Präparaten um Abweichungen von den sonst so konstanten Zahlenverhältnissen der chromatischen Elemente. Das Keimbläschen des Eies von Ascaris megalocephala (Typus Carnoy) besitzt bekanntlich zwei chromatische Elemente, die in Gestalt von je vier zu einem prismatischen Körper vereinigten Stäbchen in die erste Richtungsspindel eintreten und hier halbiert werden. Zwei von den hierdurch gebildeten Doppelstäbchen gelangen in den ersten Richtungskörper, die zwei anderen bleiben im Ei und werden nun in der zweiten Richtungsspindel abermals halbiert. So erhält der zweite Richtungskörper zwei einfache Stäbchen, während zwei gleiche dem jetzt reifen Ei zu teil werden, wo sie sich in den Eikern umbilden. Auch der Spermakern geht, wie man häufig konstatieren kann, aus zwei chromatischen Elementen hervor. Bei der Auflösung der Geschlechtskerne entwickeln sich aus jedem derselben zwei Chromatinschleifen, so daß die erste Furchungsspindel deren stets vier enthält. Vier Schleifen finden wir dann weiterhin in den Teilungsfiguren der beiden primären Furchungskugeln. In diesen Zahlenverhältnissen spricht sich nicht nur durch die Konstanz, mit der sie in allen Eiern wiederkehren, eine strenge Gesetzmäßigkeit aus, sondern es liegt überdies in der numerischen Gleichheit der Elemente aufeinanderfolgender Kerngenerationen ein entschiedener Hinweis dafür, daß die Zahl der aus einem ruhenden

Kern hervorgehenden chromatischen Elemente durch die Zahl der in die Bildung dieses Kerns eingegangenen Elemente bestimmt wird.

Für die Entscheidung der hiermit angeregten Frage sind nun von großer Bedeutung Fälle von Verschleppung einzelner Kernelemente, wie solche bei der Bildung der Richtungskörper vorkommen und wie ich sie im ersten Heft dieser Studien eingehend beschrieben habe. Während man im allgemeinen nur dadurch, daß man eine sich teilende Zelle gewissermaßen in flagranti ertappt, lediglich das Faktum der Verschleppung konstatieren kann, lassen sich in den Eiern von Ascaris megalocephala auch die Folgen, die ein solches in den unrechten Kern geratenes Element hier und in den folgenden Generationen bedingt, noch auf lange hinaus mit voller Sicherheit angeben. Diese Möglichkeit ist dadurch bedingt, daß die Elemente, welche in den Richtungskörpern entfernt worden sind, fast gar keine Veränderungen erleiden, so daß man noch in späteren Furchungsstadien die zwei Doppelstäbchen des ersten, die zwei einfachen des zweiten Richtungskörpers, im ganzen also sechs[1]) dem Ei nicht angehörige Elemente in den Eihüllen nachweisen kann. Ist nun diese Zahl einmal vermehrt oder vermindert, so ist es vollkommen sicher, daß jedes in den Richtungskörpern fehlende Element in das Ei aufgenommen worden ist, während jedes in den Richtungskörpern überzählige dem Ei fehlen muß. So erlaubt hier also die einfache Untersuchung der Richtungskörper auszusagen, aus wie vielen Elementen der Eikern entstanden ist, und wenn nun im befruchteten Ei oder in den Furchungskugeln wieder eine Zählung der Elemente möglich ist, so kann man nachsehen, ob die hier bestehende Zahl durch die Verschleppung beeinflußt worden ist oder nicht. Und da ergibt sich nun die wichtige Thatsache, daß sich für jedes in den Richtungskörpern fehlende Stäbchen im Ei eine Schleife über die normale Zahl nachweisen läßt.

Bevor ich die Präparate, welche diesen Satz beweisen, beschreibe, möchte ich noch zu einem im I. Heft mitgeteilten Fall von Verschleppung einen Nachtrag liefern. Ich habe dort in Fig. 53 (Taf. II) ein Ei gezeichnet, das zwischen der Bildung des ersten und zweiten Richtungskörpers abgetötet worden ist. Im Richtungs-

1) Ich rechne der Einfachheit wegen jedes Doppelstäbchen des I. Richtungskörpers als zwei Elemente, was ja auch insofern gerechtfertigt ist, als der I. Richtungskörper eigentlich zwei Zellen mit je zwei einfachen Stäbchen repräsentiert.

körper findet sich an Stelle der normalen zwei Doppelstäbchen ein solches Doppelelement und daneben ein einfaches Stäbchen, die andere Hälfte dieses letzteren Elements ist im Ei zurückgeblieben. Ich habe bei der Beschreibung dieses Eies (p. 56) hervorgehoben, daß es interessant wäre, zu sehen, wie sich dieses Stück im weiteren Verlauf verhält, daß es mir aber bis dahin nicht möglich war, ein Folgestadium aufzufinden. Seitdem sind mir nun zwei solche zu Gesicht gekommen; es sind die beiden in Fig. 91 und 92 dieses Heftes abgebildeten Eier. Beide zeigen im ersten Richtungskörper ein doppeltes und ein einfaches Stäbchen und lassen sich dadurch mit Sicherheit als Weiterbildungen des damals beschriebenen Eies erkennen. Das Ei der Fig. 91 besitzt eine fertige zweite Richtungsspindel und in dieser findet sich das abnormerweise zurückgebliebene Stäbchen neben den zwei normalen Doppelelementen in der Äquatorialebene. Sein weiteres Schicksal ist ungewiß; so viel läßt sich jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten, daß sich dieses Stäbchen nicht teilt, sondern daß es, wie es ist, — wohl vom Zufall bestimmt — entweder dem zweiten Richtungskörper oder dem reifen Ei zu teil wird. Fig. 92 zeigt nun in der That diesen letzteren Ausgang; das verschleppte Element ist im Ei zurückgeblieben und bildet sich hier neben den zwei normalen Elementen in das Gerüst des Eikerns um. Auf die besondere Wichtigkeit gerade dieses Falles werde ich an anderer Stelle zu sprechen kommen.

Was nun die speziell hierher gehörigen Fälle betrifft, so mag zuerst das in Fig. 90 abgebildete Ei betrachtet werden. Bei diesem hat sich während der Reifung insofern eine Irregularität zugetragen, als der zweite Richtungskörper nur ein einziges Chromatinstäbchen erhalten hat, so dass also das andere (der erste Richtungskörper ist normal gebildet) im Ei zurückgehalten worden sein muß. Schon im I. Heft ist ein solcher Fall zur Sprache gekommen und in Fig. 55 (Taf. II) abgebildet worden. Es handelte sich um ein Ei, das auf dem Stadium der bläschenförmigen Vorkerne abgetötet worden war und in dem sich neben dem normalen Ei- und Spermakern noch ein dritter, etwa halb so grosser Kern vorfand, der ohne Zweifel aus dem verschleppten Element entstanden war. Das in Fig. 90 gezeichnete Ei repräsentiert ein späteres Stadium; es zeigt eine normale zweipolige erste Furchungsspindel mit fertiger Äquatorialplatte; diese aber enthält nicht, wie gewöhnlich, vier, sondern fünf Chromatinschleifen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß dieses Plus durch das abnormer-

weise im Ei zurückgebliebene Stäbchen verursacht ist, höchst wahrscheinlich entspricht eine von den fünf Schleifen direkt diesem verschleppten Element. Ein Unterschied zwischen den Schleifen, in der Weise, daß eine derselben von den vier anderen in irgend welcher Hinsicht abwiche, läßt sich nicht nachweisen. Das für den zweiten Richtungskörper bestimmte Stäbchen scheint demnach genau die nämlichen Eigenschaften zu besitzen, wie die Elemente, aus denen sich Ei- und Spermakern aufbauen, jedenfalls ist die Anwesenheit dieses Elements im Ei für die Entwicklung, soweit wir sehen, kein Hindernis.

Während ich einen Fall, wie diesen, nur zweimal beobachtet habe, sind mir wiederholt und auf verschiedenen Stadien andere zu Gesicht gekommen, die sich aus der im I. Heft ausführlich beschriebenen abnormen Richtungskörperbildung ableiten. Wie dort auseinandergesetzt worden ist, findet sich in meinen Präparaten eine nicht geringe Zahl von Eiern, in denen infolge tangentialer Stellung der ersten Richtungsspindel zwar eine Teilung der chromatischen Elemente, aber keine Zellteilung eintritt, so daß die zwei, normalerweise im ersten Richtungskörper abgetrennten Doppelstäbchen im Ei verbleiben. Die zweite Richtungsspindel enthält demnach — anstatt zwei — v i e r chromatische Elemente, die nun hier eine reguläre Teilung mit Ausstoßung der vier äußeren Hälften in einem einzigen Richtungskörper erleiden. Der Eikern entsteht in diesen Fällen nicht aus zwei, sondern aus v i e r Stäbchen.

Bis hierher ist dieser Entwicklungsgang im I. Heft verfolgt worden; die in Fig. 88 und 89 (Taf. V) abgebildeten Eier repräsentieren Stadien aus seinem weiteren Verlauf. In der ersteren Figur sehen wir die beiden Geschlechtskerne zur Zeit ihrer Auflösung, die Membranen scheinen vor kurzem geschwunden zu sein, die chromatischen Elemente zeigen durch ihre Gruppierung noch an, wie sie auf die beiden Kerne zu beziehen sind. Aus dem einen Kern sind, wie gewöhnlich, zwei Schleifen hervorgegangen, aus dem anderen dagegen deren vier. Es ist nur ein einziger Richtungskörper vorhanden, dessen Elementenzahl sich gleichfalls mit voller Sicherheit auf vier bestimmen läßt. Die Interpretation der Figur kann demnach nicht zweifelhaft sein: in die Bildung des Eikerns sind v i e r Chromatinstäbchen eingegangen, und als Folge davon gehen auch wieder vier Schleifen aus demselben hervor.

Ein späteres Stadium zeigt Fig. 89 a, b. Das Ei, das sich durch den Besitz eines einzigen, vier Stäbchen umschließenden

Richtungskörpers als dem gleichen abnormen Entwicklungsgang angehörig kennzeichnet, enthält eine reguläre zweipolige Furchungsspindel mit noch ziemlich nahe benachbarten Tochterplattten. Diese aber sind dadurch von den gewöhnlichen verschieden, daß sie, anstatt aus vier, aus je sechs chromatischen Elementen bestehen (Fig. 89 b). Wir sind berechtigt, zwei Paare dieser Schwesterschleifen auf den Spermakern, die übrigen vier Paare auf den Eikern zurückzuführen.

Diese Abnormitäten sind nun nach verschiedener Richtung bedeutungsvoll. Erstlich belehren sie uns, wie schon im I. Heft hervorgehoben worden ist, bis zu einem gewissen Grad über die Qualität der in den Richtungskörpern entfernten chromatischen Elemente, indem sie darthun, daß diese Körper sich genau wie die normalerweise dem Ei zugeteilten Stäbchen weiter entwickeln, wofern sie nur unter die gleichen Bedingungen gebracht werden wie diese. Weiterhin lassen die beschriebenen Fälle kaum einen Zweifel, daß das Verbleiben der für die Richtungskörper bestimmten Elemente im Ei die normale Entwicklung nicht im mindesten beeinträchtigt, so daß die Bedeutung der Richtungskörper nicht in der Beseitigung eines, sei es quantitativ, sei es qualitativ, unbrauchbaren oder hinderlichen Teiles der chromatischen Kernsubstanz gesehen werden kann.

Worauf ich hier aber ganz besonders aufmerksam machen möchte, das ist die Wichtigkeit dieser abnormen Eier für die Frage nach den Bedingungen der Konstanz in der Zahl der Elemente einer bestimmten Zellenart, sowie nach den Schicksalen der chromatischen Elemente im ruhenden Kern. Die normalen Verhältnisse lehren uns zwar, daß in einer bestimmten Zellenart bei jeder karyokinetischen Teilung stets die gleiche Zahl von Kernelementen auftritt, aber diese Zahlenkonstanz an sich läßt noch verschiedene Möglichkeiten zu, durch die man dieselbe sich verursacht denken könnte. Erst die beschriebenen Eier mit überzähligen Kernelementen gewähren uns eine tiefere Einsicht in diese Zahlenbeziehungen. Nachdem wir durch dieselben erfahren haben, daß die für das befruchtete Ei von Ascaris megalocephala typische Vierzahl nur dann auftritt, wenn die Zelle bei ihrer Entstehung vier Elemente in sich aufgenommen hat, während jedes der Zelle über diese Zahl hinaus zugeteilte Element auch bei der nächsten Teilung eine entsprechende Vermehrung der Elementzahl zur Folge hat, dürfen wir den Satz aufstellen, daß die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chro-

matischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig ist, aus wie vielen Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat. Die im allgemeinen herrschende Konstanz der Elementzahl erklärt sich daraus einfach so, daß im regulären Verlauf von den beiden aus einer Teilung entstehenden Tochterzellen die eine genau die gleiche Zahl von Elementen erhält wie die andere, nämlich die Zahl, die auch in der Mutterzelle bestanden hat.

Die erkannte Abhängigkeit der Elementzahl eines zur Teilung sich anschickenden Kerns von der Zahl, die in die Bildung dieses Kerns eingegangen ist, bildet eine wichtige Ergänzung zu den im VI. Abschnitt aus dem Studium der Blastomerenkerne gezogenen Folgerungen, indem sie von einer ganz anderen Seite her gleichfalls zu der Annahme hindrängt, daß die chromatischen Elemente während der Dauer des ruhenden Kerns als selbständige Gebilde bestehen bleiben.

Von den beschriebenen abnormen Eiern erfordert nun die Fig. 89 noch eine besondere Betrachtung, in Hinblick nämlich auf die Vermutung van Beneden's (pag. 343), daß die Tochterelemente im Ei von Ascaris megalocephala zuweilen durch eine zweite Längsspaltung verdoppelt werden, wie eine solche Verdoppelung bekanntlich von Flemming für die Spermatocyten von Salamandra als ein ganz reguläres Vorkommnis nachgewiesen worden ist. Ich bin der Überzeugung, daß van Beneden seine Annahme aus abnormen Eiern geschöpft hat, wie ein solches in meiner Fig. 89 gezeichnet ist. Daß in meinen Präparaten, soweit ich dieselben studiert habe, eine Längsspaltung der Tochterelemente nirgends besteht, dessen bin ich sicher; daß dieselbe ausnahmsweise als pathologische Erscheinung vorkommen könnte, läßt sich natürlich nicht in Abrede stellen, müßte aber jedenfalls ganz streng bewiesen werden. Und diesen Beweis hat van Beneden, wie er ja selbst hervorhebt, nicht erbracht. Seine Vermutung gründet sich vielmehr einerseits darauf, daß er in den Tochterplatten öfter anstatt 8 Enden, wie zu erwarten wäre, deren mehr (16 oder nahezu 16) zählen oder schätzen konnte, sodann darauf, daß auf einem gewissen Stadium des Auseinanderweichens der Tochterplatten die gegen den Äquator abbiegenden Enden viel schlanker gefunden werden als vorher. Diese beiden Momente können jedoch, so wenig wie der hervorgehobene Parallelismus der Enden, genügen, um eine Längsspaltung der Tochterelemente wahrscheinlich zu

machen. Denn die allmähliche Verdünnung der Schleifenenden tritt, wie ich im V. Abschnitt gezeigt habe, stets auf, wenn zwei Schwesterschleifen lange miteinander in Verbindung bleiben, sie ist die Folge einer Dehnung; und eine die Achtzahl überschreitende Zahl von Schleifenenden kann auch dadurch verursacht sein, daß schon in der Äquatorialplatte mehr als vier Schleifen vorhanden waren, wie dies für meine Fig. 89 der Fall ist. In der That hat dieses Bild mit Fig. 8 (Taf. XIX[ter]) bei van Beneden große Ähnlichkeit. Beide Figuren lassen auf der dem Beschauer zugekehrten Seite der Kerntonne acht Enden zählen, so daß, wo die Zählung der übrigen nicht vorgenommen wird, der Verdacht auf 16 oder nahezu 16 begründet erscheint. Um zu entscheiden, ob hier eine Vermehrung der Tochterelemente durch Längsspaltung stattgefunden hat, oder ob schon in der Äquatorialplatte mehr als vier Schleifen vorhanden waren, dazu wäre es unerläßlich, das Ei so lange zu drehen, bis man die Tochterplatten in der Flächenansicht vor sich hat. Einmal ist es nur bei dieser Lage möglich, die Zahl der Elemente mit Sicherheit zu bestimmen, und zweitens würde es sich ja, selbst wenn wirklich acht Tochterschleifen jederseits vorhanden wären, vor allem noch darum handeln, die gegenseitige Gruppierung derselben festzustellen, was gleichfalls nur bei der Betrachtung von der Fläche ausgeführt werden kann. van Beneden hat für jene Fälle, für die er eine zweite Längsspaltung vermutet, weder die Zahl der Elemente, noch deren Stellung zu einander ermittelt, und somit ist die Vermutung, daß von Anfang an mehr als vier Schleifen vorhanden waren, wohl begründet. Daß ich die van Beneden'schen Bilder (Fig. 8 und 9, Taf. XIX[ter]) gerade auf die von mir beschriebenen Fälle abnormer Richtungskörperbildung zurückführen möchte, das hat vor allem seinen Grund in der Häufigkeit, in der ich diesen abnormen Entwicklungsgang in meinen Präparaten vorfinde. Ich halte es demgemäß für wahrscheinlich, es möchte derselbe überhaupt nicht selten sein, um so mehr, als auch Carnoy (4) und Zacharias (9), der erstere in Fig. 39 (Taf. II), der letztere in Fig. 12 (Taf. IX) Abbildungen geben, die, wie ich schon im vorigen Heft ausgesprochen habe, nur in diesem Sinne erklärt werden können. van Beneden selbst zeichnet in Fig. 3 (Taf. XIX[ter]) einen zweiten (vielleicht einzigen) Richtungskörper mit vier Elementen, und von seinen Fig. 8 und 9 dieser Tafel, welche mehr als acht Enden in den Tochterplatten enthalten, läßt die letztere im Richtungskörper m e h r a l s z w e i Elemente erkennen (es sind drei gezeichnet), während in Fig. 8

kein Richtungskörper eingezeichnet ist. Also steht auch in dieser Hinsicht meiner Deutung kein Hindernis im Wege.

Zum Schluß haben wir noch einige Eier zu betrachten, in denen die Zahl der Centrosomen und damit die Zahl der Archoplasmakugeln nicht als zwei beträgt. Fig. 85 stellt ein Ei mit drei Centrosomen dar, Fig. 86 ein sich daraus ableitendes abnormes Furchungsstadium, Fig. 93 ein Ei mit vier Zentralkörperchen. Es sind dies, wie ich nebenbei erwähnen möchte, außer einem vierten, nicht gezeichneten Ei, die einzigen Fälle, in denen ich (bei Ascaris megalocephala) die normale Zweizahl der Pole überschritten fand. Wie die abnorme Zahl in den genannten Eiern zustande gekommen ist, darüber wären nur Vermutungen möglich, die um so unbestimmter sein müßten, als ja schon die Herkunft der zwei normalen Zentralkörperchen nicht mit Sicherheit ermittelt werden konnte. Nur so viel glaube ich behaupten zu dürfen, daß die über das Normale hinausgehende Zahl nicht etwa darauf zurückgeführt werden kann, daß mehr als ein Spermatozoon eingedrungen ist. Denn Polyspermie müßte ohne Zweifel zu einer Vermehrung der chromatischen Snbstanz um zwei Elemente für je ein Spermatozoon führen, während in den Eiern der Fig. 85 und 93, in denen eine Zählung möglich ist, nur, wie gewöhnlich, vier Elemente vorhanden sind, die sich überdies in keiner Weise von denen normaler Eier unterscheiden lassen.

Bieten demnach die in Rede stehenden Eier kein Interesse für die Abstammung der Centrosomen, so vermögen sie doch über die Beziehungen dieser Körperchen zur Kern- und Zellteilung einige Aufschlüsse zu gewähren.

Das Ei der Fig. 85 zeigt eine normale zweipolige Furchungsspindel mit fast fertiger Aquatorialplatte, die, wie erwähnt, aus vier chromatischen Elementen gebildet ist. Außer dieser Teilungsfigur enthält das Ei noch eine dritte, etwa gleich mächtige Archoplasmasonne mit deutlichem Zentralkörperchen, die aber zu den chromatischen Elementen in gar keiner Beziehung steht und demgemäß nach allen Richtungen gleichartig, d. h. nach Art der Polradien entwickelt ist. Warum diese Kugel wohl an der karyokinetischen Figur keinen Anteil genommen hat und daß sie einen solchen nicht mehr gewinnen wird, das wird sich bei der Besprechung der Fig. 93 ergeben.

Nur darauf mag schon hier hingewiesen werden, wie klar aus unserem Ei wieder einmal hervorgeht, daß der Einfluß, den die Pole auf die Stellung der Schleifen ausüben, nicht durch eine Fernewirkung verursacht sein kann, sondern ausschließlich durch die an die Elemente herantretenden Archoplasmafibrillen vermittelt wird. Das links gelegene Centrosoma, das eine solche Verbindung nicht erreicht hat, ist ohne jede Einwirkung auf die zwischen den beiden anderen Zentralkörperchen zu einer Äquatorialplatte angeordneten chromatischen Elemente geblieben.

Was der Fig. 85 vor allem Wichtigkeit verleiht, das ist das zugehörige Folgestadium; denn ein solches haben wir ohne Zweifel in Fig. 86 vor uns. Hier sehen wir drei Furchungszellen, zwei größere und eine kleinere, die schon durch die Art, wie sie ineinander gefügt sind, erkennen lassen, daß sie durch eine simultane Dreiteilung des Eies entstanden sind. Die zwei größeren Zellen enthalten die charakteristischen ruhenden Blastomerenkerne, die in der zwischen Schwesterzellen üblichen Weise zu einander orientiert sind, die kleinere zeigt keine Spur eines Kerns. Dagegen besitzt sie, wie jene beiden, eine unzweifelhafte Archoplasmakugel mit Centrosoma. Die nach diesen, teils positiven, teils negativen Merkmalen schon sehr unwahrscheinliche Vermutung, es könne sich in dieser Zelle um einen abnorm großen zweiten Richtungskörper handeln, wird durch das Vorhandensein eines ganz typischen solchen Körperchens ausgeschlossen.

Bleibt demnach keine andere Möglichkeit als die, das Ei der Fig. 86 auf ein solches zurückzuführen, wie Fig. 85 es zeigt, so leitet es sich aus diesem in der Weise ab, daß sich, nach erfolgter Teilung und Trennung der chromatischen Elemente, nicht nur zwischen den beiden Polkörperchen der Spindel, sondern auch zwischen einem jeden von diesen und dem an der karyokinetischen Figur nicht beteiligten Centrosoma eine Scheidung des Zellkörpers vermittelst Zellplatte und Einschnürung vollzogen hat. Daraus ergibt sich also eine vollkommene Unabhängigkeit der Zellteilung vom Kern; auch zwei Archoplasmakugeln, die nicht durch chromatische Elemente miteinander in Verbindung gestanden haben, besitzen die Fähigkeit, auf einem gewissen Stadium zur Bildung einer trennenden Scheidewand zwischen ihren Zentren Veranlassung zu geben; nicht die entstehenden Tochterkerne sind die dynamischen Mittelpunkte, welche den Zellkörper in einzelne Territorien zerlegen, sondern die Centrosomen, gleich-

viel, ob sich dieselben einen Teil des Mutterkerns erobert haben oder nicht.

Was aus der kernlosen Furchungszelle der Fig. 86 weiterhin wird, das habe ich nicht mit voller Sicherheit ermitteln können. Wohl aber habe ich zwei Eier späterer Stadien zu Gesicht bekommen, in denen dem kleinzelligen Furchungsmaterial noch ein größeres kernloses Stück einseitig angelagert war, ein Verhalten, das ich mir nicht anders als durch die Annahme zu erklären vermag, daß in diesen Eiern Folgezustände des durch Fig. 85 und 86 repräsentierten abnormen Entwicklungsganges zu erkennen sind. Da nun in diesen beiden Fällen das vorhandene kernlose Fragment 1) einfach ist und 2) einen entschieden degenerierten Eindruck macht, so würde sich, vorausgesetzt, daß diese Fälle wirklich in der erwähnten Weise zu deuten sind, für die kernlose Furchungszelle der Fig. 86 ergeben, daß sich dieselbe nicht weiter zu teilen vermag, sondern nach einiger Zeit abstirbt, worauf wohl ihre Substanz als Nährmaterial für die übrigen Furchungszellen Verwendung findet.

Wenden wir uns endlich zu dem in Fig. 93 abgebildeten Ei, so ist für dieses das Vorhandensein von vier Centrosomen hervorzuheben, die, nahezu in einer Ebene gelegen, zu einem ziemlich regelmäßigen Viereck angeordnet sind. Die Archoplasmaansammlung, die ein jedes dieser Zentren umgibt, ist im Zustand der fädigen Radien, und einige von diesen Fibrillen sind bereits mit den in der typischen Vierzahl vorhandenen chromatischen Elementen in Verbindung getreten: die Spindelbildung ist im Gang.

Solche mehrpolige Figuren sind ja etwas Allbekanntes und somit ist an unserem Ei nichts prinzipiell Neues zu sehen. Allein es scheint mir, daß über diese kombinierten Spindelfiguren manches nicht Unwichtige zu sagen wäre, was noch nicht ausgesprochen worden ist, und so mag Fig. 93 hiezu den konkreten Anlaß geben. Das Ascariden-Ei mit seinen günstigen Untersuchungsbedingungen vermag uns zudem über einen oder den anderen Punkt genaueren Aufschluß zu gewähren als wohl die meisten anderen Zellen.

Die vier Pole des Tetrasters sind mit den Buchstaben *a—d*, die chromatischen Elemente mit den Ziffern I—IV bezeichnet. Die Schleife I ist durch Archoplasmafibrillen mit den Zentren *a* und *b*, II mit *b* und *c* verbunden, die Elemente III und IV stehen beide mit den Polen *b* und *d* in Verbindung. Was hieran auffällt, das ist der Umstand, daß jedes chromatische Element nur zu zwei

Polen in Beziehung getreten ist, ohne daß dieses Verhalten in der gegenseitigen Lage der Centrosomen und Schleifen seine Erklärung finden kann, und ohne daß die geringste Aussicht besteht, es könnten die beiden unbeteiligten Pole noch nachträglich eine Verbindung eingehen. Denn es sind durchaus nicht immer die zwei nächstgelegenen Zentralkörperchen, deren Fibrillen sich an eine Schleife anheften, vielmehr sehen wir z. B. das Element IV mit dem Pol *b* in Verbindung, obgleich dieser etwa doppelt so weit von der genannten Schleife entfernt ist als der Pol *c*, von dem kein einziges Fädchen an dieses Element festgeheftet ist.

Wir dürfen also aus der konstatierten Anordnung schließen, daß jede Schleife überhaupt nicht mit mehr als mit zwei Centrosomen in Verbindung treten kann, und dieser Schluß findet seine volle Bestätigung in den zahlreichen sonst bekannten mehrpoligen Figuren, in denen wir jede Schleife als Bestandteil einer zwischen je zwei Polen entwickelten Aquatorialplatte antreffen, was eben nichts anderes heißt, als daß diese Schleife nur mit diesen zwei Polen in Beziehung steht.

Es führt uns dies wieder auf die im V. Abschnitt aufgeworfene Frage zurück, nach welchen Gesetzen denn die Verbindung der chromatischen Elemente mit den normalen zwei Centrosomen geregelt wird. Ich habe dort auseinandergesetzt, daß die Erscheinungen der regulären Karyokinese die Annahme gewisser Einrichtungen erfordern, welche die Anheftung der Archoplasmafibrillen an die Kernelemente nur in ganz bestimmter Weise erlauben, und ich glaubte diese Einrichtungen in folgenden Sätzen ausdrücken zu können:

1) Die chromatischen Elemente gestatten eine Festheftung der Archoplasmafädchen nur an ihren schmalen Seiten.

2) Ist die erste Fibrille einer Kugel mit der einen Seite einer Schleife in Verbindung getreten, so können die übrigen Fädchen der gleichen Kugel nur gleichfalls an diese Seite sich festsetzen, auch wenn die andere noch frei ist.

3) Ist eine Schleife mit dem einen Pol bereits in Verbindung gebracht, so können sich die Radien des anderen nur an die noch nicht mit Beschlag belegte Seite anheften.

Diese drei Sätze können nun in gleicher Weise auf die mehrpoligen Figuren Anwendung finden, und nur der dritte ist jetzt allgemeiner so auszudrücken, daß eine von einem Pol bereits besetzte Seite eines Elements überhaupt keinem der sonst noch vorhandenen Pole mehr zugänglich ist.

Bei der Besprechung der normalen Spindeln habe ich hervorgehoben, daß das Zustandekommen dieser zweipoligen Figuren anstatt durch die aufgeführten Einrichtungen in einfacherer Weise durch die Annahme erklärt werden könne, es habe jedes der beiden im Mutterelement vorbereiteten Tochterelemente eine gewisse Affinität zu einem der beiden Centrosomen, so daß es von vornherein für dieses bestimmt sei; und auch bei den mehrpoligen Figuren könnte die Thatsache, daß jedes chromatische Element nur mit zwei Centrosomen in Verbindung tritt, zunächst zu der Vermutung verleiten, es seien für jede Schleife zwei bestimmte Pole, welche allein ihre Fädchen an dieselbe anheften können.

Um diese Frage zur Entscheidung zu bringen, ist es notwendig, die Verteilung der chromatischen Elemente in den mehrpoligen Figuren etwas genauer ins Auge zu fassen. In Fig. 93 sehen wir den Pol *b* mit allen vier Schleifen in Verbindung gebracht, von dem Pol *d* sind Fädchen an zwei Schleifen herangetreten, die Pole *a* und *c* sind mit je einer Schleife verbunden. Daraus ergeben sich nach Fertigstellung der Figur drei Spindeln, die alle den Pol *b* gemeinsam haben und von denen die Spindel *bd* zwei, die Spindeln *ba* und *bc* je ein Element enthalten. In dieser Anordnung ist nicht die geringste Gesetzmäßigkeit zu erkennen, und eine Vergleichung mit anderen Abbildungen mehrpoliger Figuren lehrt, daß, bei der gleichen Zahl von Polen, sowohl die Zahl und Gruppierung der zwischen denselben entwickelten Spindeln, als auch die Zahlenverhältnisse der in den einzelnen Spindeln enthaltenen chromatischen Elemente innerhalb selbstverständlicher Grenzen vollkommen variable sind.

Während nun nach der Konstitution einzelner von diesen Figuren die oben erwähnte Erklärungsweise, wonach jede Seite einer Schleife nur mit Polen von bestimmter Qualität in Beziehung treten könne, zulässig erscheint, wird eine solche Annahme, wie ich glaube, durch andere Figuren vollkommen ausgeschlossen.

Stellt man sich nämlich, um die normalen zweipoligen Spindeln zu erklären, vor, daß die beiden Centrosomen in gewisser Hinsicht entgegengesetzte Eigenschaften besitzen und daß ein dieser Polarität entsprechender Gegensatz auch zwischen den in einem Mutterelement vorbereiteten Tochterelementen bestehe, so zwar, daß jedes von diesen nur mit einem bestimmten Pol verbunden werden könne, so muß man schon für die dreipoligen Figuren zugeben, daß unter den hier vorhandenen Centrosomen zwei von

der gleichen Art sind. Und daraus ergeben sich Folgerungen, welche mit der Konstitution vieler mehrpoliger Teilungsfiguren in Widerspruch stehen. Wenn wir z. B. in einer Zelle vier als Ecken eines Quadrats zu einander orientierte Centrosomen haben, und diese stehen, den Seiten des Quadrats entsprechend, durch vier Spindeln miteinander in Verbindung, so ist dies unter den gemachten Voraussetzungen nur dann möglich, wenn die Zentralkörperchen je zweier einander opponierter Ecken untereinander gleich und zu denen der beiden anderen Ecken entgegengesetzt polarisiert sind. Denn nur unter dieser Annahme besitzt jede der vier Spindeln Pole ungleicher Art. Nun sehen wir aber häufig, daß in solchen Figuren nicht nur den vier Seiten des Quadrats entsprechend Spindeln entwickelt sind, sondern auch in diagonaler Richtung[1]), und dies wären dann Spindeln mit gleichartigen Polen, die unter den aufgestellten Voraussetzungen nicht vorkommen dürften. Das Gleiche gilt für die dreipoligen Figuren mit drei Spindeln[2]).

Solche und ähnliche Anordnungen scheinen es mir außer Zweifel zu stellen, daß zunächst jeder der vorhandenen Pole die Fähigkeit besitzt, mit jeder Seite eines jeden chromatischen Elements eine Verbindung einzugehen, und daß das Resultat, wonach jedes Element nur mit zwei an entgegengesetzte Seiten herantretenden Archoplasma-

---

1) Derartige Figuren finden sich bei O. u. R. Hertwig (Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang etc. Jena 1887) in Fig. 3 und 5 (Tafel III).

2) Es mag hier nebenbei noch eine andere Frage berührt werden, die durch derartige Figuren ihre Erledigung findet. Man hat sehr häufig, wenn auch mit aller Reserve, die karyokinetischen Linien mit den zwischen elektrischen Polen bestehenden Kraftlinien verglichen, und in der That ist ja die Ähnlichkeit oft eine sehr große. Ganz abgesehen nun davon, daß die Entwicklung der karyokinetischen Figur meines Erachtens dazu zwingt, diesen Vergleich nicht über einen rein oberflächlichen zu erheben, vermögen auch ohne weiteres die dreipoligen Figuren mit drei Spindeln die Unmöglichkeit einer übereinstimmenden Erklärung beider Liniensysteme darzuthun. Denn die karyokinetischen Linien entsprechen in ihrem Verlauf den Kraftlinien einander anziehender Punkte, es müßte also der eine Pol positiv, der andere negativ sein. Bestehen nun drei Pole, so müßten zwei davon gleichnamig sein; zwischen diesen wären also Kraftlinien, wie sie in den Spindelfasern zum Ausdruck kämen, unmöglich, während thatsächlich in diesen Figuren meistens alle drei Pole paarweise durch Spindeln miteinander in Verbindung stehen.

systemen verbunden ist, durch die schon im V. Abschnitt aufgestellten drei Gesetze erklärt werden muß.

Diese gestatten wenigstens, von den außerordentlichen Variationen in der Konstitution mehrpoliger Teilungsfiguren in einfachster Weise Rechenschaft zu geben. Während die in den 3 Sätzen ausgesprochenen Einrichtungen vollkommen genügen, um bei Anwesenheit nur zweier Pole stets das gleiche Resultat zu sichern, lassen sie, sobald mehr als zwei Centrosomen vorhanden sind, eine mit deren Zahl sich immer mehr steigernde Mannigfaltigkeit der Anordnung zu, indem es ja nun noch darauf ankommt, welcher Pol bei der Besetzung einer Elementseite den übrigen (soweit diese nicht schon durch Verbindung mit der Schwesterseite konkurrenzunfähig geworden sind) zuvorkommt. Bei einem solchen zeitlichen Wettstreit müssen rein zufällige, in jedem Fall wieder anders sich gestaltende Verhältnisse den Ausschlag geben; die Konstitution einer mehrpoligen Teilungsfigur ist also Sache des Zufalls.

Um nur einige Beispiele anzuführen, so kann bei Vorhandensein dreier Centrosomen entweder eine Spindel (Fig. 85) oder es können zwei mit einem gemeinsamen Pol, oder drei Spindeln mit paarweise gemeinsamen Polen bestehen, bei Anwesenheit von vier Zentralkörperchen kann die Zahl der Spindeln zwischen eins und sechs variieren. Selbstverständlich ist diese Zahl auch von der Zahl der vorhandenen chromatischen Elemente abhängig; im Ei von Ascaris megalocephala mit seinen vier Schleifen kann die vierpolige Figur höchstens vier Spindeln enthalten.

Aus den angeführten Variationen folgt sofort, daß bei mehrpoligen Teilungsfiguren sowohl die Zahl als auch die Chromatinmenge der entstehenden Tochterkerne eine sehr wechselnde ist. In Fig. 93 werden vier Tochterkerne entstehen, von denen der dem Centrosoma *b* zugehörige aus vier, der zu *d* gehörige aus zwei Tochterelementen sich aufbauen wird, während die beiden übrigen Kerne aus je einem Element ihre Entstehung nehmen werden[1]). Die Zahl der Tochterkerne ist demnach identisch mit

1) Ich habe ein einziges, an eine der Fig. 93 ähnliche Figur sich anschließendes abnormes Furchungsstadium gesehen, das mir aber, ehe ich es gezeichnet hatte, verloren ging. Es waren vier ziemlich gleich große Furchungszellen vorhanden, die durch die gegenseitige Stellung ihrer Kerne erkennen ließen, daß sie durch eine direkte Vierteilung des Eies entstanden waren. Die Kerne waren sämtlich kleiner als die normaler Blastomeren, und nach ungefährer

der Zahl der Centrosomen, die an der Bildung von Spindeln beteiligt sind, die Zahl der Elemente, welche einem bestimmten Kern zu teil werden, gleich der Zahl der Mutterelemente, mit denen das zugehörige Centrosoma in Verbindung getreten war. Da nun in den mehrpoligen Figuren die Kombination der Zentralkörperchen zu Spindeln und die Zahl der Elemente in diesen vom Zufall abhängig sind, so ist auch die Zahl, Größe und — falls wir den einzelnen chromatischen Elementen verschiedene Qualitäten zuerkennen müssen — auch die Qualität der entstehenden Tochterkerne vom Zufall bestimmt.

Die Karyokinese, die bei Anwesenheit zweier Pole ein Mechanismus von nahezu idealer Vollkommenheit ist, um einen Kern in zwei quantitativ und qualitativ identische Tochterkerne zu zerlegen, sie verkehrt diese Vorzüge gerade in das Gegenteil, sobald eine größere Zahl von Centrosomen in Wirksamkeit tritt; und ein viel roherer Prozeß könnte eher imstande sein, bei einer simultanen Mehrteilung des Kerns gleiche Tochterkerne herzustellen, als die so sorgfältig arbeitende Karyokinese.

Es ist nicht ohne Interesse, darauf hinzuweisen, daß die mehrpoligen Teilungsfiguren in den Tochterzellen nicht abnorme Zustände der Archoplasmakugeln und Centrosomen, sondern *abnorme Kerne* bedingen, nämlich Kerne, deren Elementzahl von der regulären bis Null wechseln kann, in welch letzterem Fall die Zelle eben überhaupt keinen Kern besitzt (wie in Fig. 86). In dem Ei der Fig. 93 sind die Kernverhältnisse ohne Zweifel normale, es bestehen vier Schleifen, die ganz mit denen anderer Eier übereinstimmen. Nur die achromatische Figur ist pathologisch, indem sie, anstatt zwei, vier Pole aufweist. In den vier Tochterzellen umgekehrt, die aus diesem Ei entstehen werden, werden Archoplasma und Centrosomen ganz normal sein, dagegen die *Kerne* teilweise abnorm, indem nur einer aus vier Schleifen sich aufbauen wird, die anderen aus zwei und einer Schleife.

Es ergibt sich daraus, daß wohl die *Zellsubstanz* für eine simultane Mehrteilung eingerichtet ist, *nicht aber der Kern*, indem sich dieser den mehrpoligen Figuren nicht anzupassen vermag. Sollte bei Vorhandensein von mehr als zwei Polen eine reguläre Kernteilung erfolgen, so müßte jedes chromatische Element sich in so viele Tochterelemente spalten, als Pole bestehen, so daß jedes Centrosoma mit einem dieser Teilstücke in Verbindung treten

---

Schätzung ihrer Größe könnte einer aus drei, einer aus einem, zwei aus je zwei Elementen sich aufgebaut haben.

könnte. Darin, daß dies nicht der Fall ist, vielmehr die Kernsubstanz, ohne alle Rücksicht darauf, wie viele Tochterkerne — der Zahl der Pole nach — voraussichtlich entstehen werden, sich ganz so verhält, wie wenn nur zwei gebildet werden sollten, darin spricht sich der im Verlauf dieser Arbeit schon mehrmals betonte Dualismus der Kernteilungsphänomene von neuem in schlagender Weise aus.

Gerade in dieser Hinsicht verdient die Thatsache besondere Beachtung, daß in dem Ei der Fig. 93 ohne Zweifel zwei ganz normale Geschlechtskerne vorhanden waren.

Man könnte ja glauben — und es ist dies in der That auch ausgesprochen worden —, ein Kern teile sich dann in mehr als zwei Tochterkerne, wenn er außergewöhnlich groß und reich an chromatischer Kernsubstanz sei, es bestehe, mit anderen Worten, zwischen der Größe des Kerns und der Zahl der Pole eine bestimmte Korrelation. Besonders die von den Brüdern HERTWIG [1]) experimentell erzeugten Fälle, wo durch Behandlung mit Chinin oder Choral die Teilung des Eies gehemmt war und dann am Kern, der inzwischen an Größe beträchtlich zugenommen hatte, vier Teilungszentren auftraten, scheinen zu Gunsten dieser Anschauung zu sprechen, wie dies auch von den genannten Forschern hervorgehoben worden ist (pag. 153): „Aus der Reihe der mitgeteilten Erscheinungen ist für uns das Wichtigste, daß der Kern in seinen Umgestaltungen aufgehalten wird und sich wesentlich verspätet teilt; in der Zwischenzeit hat er sich aber durch Substanzaufnahme vergrößert, wodurch es ihm ermöglicht wird, sich direkt in vier Stücke zu teilen.“

Im Gegensatz hiezu ist aus meiner Fig. 93, wo trotz einer ganz normalen Menge von Kernsubstanz doch direkte Vierteilung eintritt, zu folgern, daß die Menge der Kernsubstanz und die Zahl der Tochterkerne nicht in Beziehung zu einander stehen. Ich halte es nun für möglich, daß auch in dem Fall der Brüder HERTWIG die bedeutende Substanzzunahme des Kerns und die darauf folgende Vierteilung nicht in ursächlichem Zusammenhang stehen, sondern nur zufällig zusammentreffen. Sobald wir nämlich, wie es wohl sicherlich gerechtfertigt ist, die bei Ascaris megalocephala gefundene Individualität der Centrosomen und deren Vermehrung durch Teilung auch für andere Zellen annehmen, läßt sich das

1) O. u. R. HERTWIG, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.

Resultat des Hertwig'schen Experiments in folgender Weise erklären: Durch die Einwirkung von Chinin und Chloral wird zwar der Einfluß der Centrosomen auf Protoplasma und Kern gelähmt; wie aber das Wachsthum der Kernsubstanz ungestört fortschreitet, so geht auch die Entwicklung der Centrosomen ungehindert ihren Gang, und so erleiden diese beiden Körperchen schon im ungefurchten Ei die Teilung, welche bei nicht aufgehobener Einwirkung derselben auf Kern und Protoplasma erst in den beiden Furchungszellen eintreten würde. So sind, wenn nach dem Erlöschen der Chinin- oder Chloralwirkung die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Zellenorganen wieder hergestellt sind, vier Zentralkörperchen vorhanden, die nun zur Bildung einer entsprechenden Teilungsfigur Veranlassung geben müssen.

Daß eine abnorm große Menge von Kernsubstanz nicht eine Vermehrung der Zahl der Tochterkerne zur Folge hat, das scheint mir auch durch die oben beschriebene Fig. 89 bewiesen zu werden, wo eine reguläre zweipolige Spindel sechs Kernelemente, bez. deren Tochterelemente, enthält. Obgleich hier so viel Kernsubstanz vorhanden ist, daß drei Tochterkerne mit der typischen Vierzahl von Elementen gebildet werden könnten, treten doch nur, wie gewöhnlich, deren zwei auf.

Wir haben also auf der einen Seite: Vierteilung des Kerns bei normaler Zahl (und Größe) der chromatischen Elemente, auf der anderen Seite: Zweiteilung bei einer um die Hälfte vermehrten Anzahl von Kernelementen, wonach mir der Schluß unabweisbar erscheint, daß zwischen der Menge der Kernsubstanz und der Zahl der Pole keinerlei Beziehungen obwalten. Der Kern, ob groß, ob klein, trifft unter allen Umständen die nämlichen Vorbereitungen zur Teilung, die in der Bildung isolierter chromatischer Elemente und deren Spaltung in zwei Hälften bestehen; zu wie viel neuen Kernen sich diese Tochterelemente gruppieren werden, ob sie alle wieder in einen einzigen Kern zusammenkommen, oder ob zwei, drei oder mehr Tochterkerne entstehen werden, darauf ist die Kernsubstanz ohne allen Einfluß. Der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt.

Es mag zum Schluß noch einmal hervorgehoben werden, daß, nach all den angestellten Betrachtungen, die karyokinetischen Prozesse lediglich für eine Zweiteilung des Kerns geschaffen erscheinen, für welche sie ja in der That das, was wir als ihren Zweck ansehen müssen — nämlich die geregelte Verteilung der beiden Hälften eines jeden chromatischen Elements auf die beiden

zu bildenden Tochterzellen — in vollkommener Weise erfüllen. Bei allen mehrpoligen Figuren, bei denen die Zahl der Tochterkerne und die Quantität und Qualität ihrer Substanz vom Zufall abhängig ist, wird der Zweck der Karyokinese verfehlt. Aus diesem Grunde müssen wohl alle mehrpoligen Teilungsfiguren als pathologische bezeichnet werden, und wenn dieselben doch in einer Entwicklung als normal vorkommen sollten, so müssen entweder die Kernelemente in der oben genannten Weise dieser Mehrpoligkeit angepaßt sein, oder es muß sich um die Bildung von Kernen handeln, für die die Menge und Qualität der Kernsubstanz gleichgültig ist.

Nachschrift.

Nachdem die vorstehende Arbeit bereits längere Zeit fertiggestellt war, ist die stattliche Reihe der in kurzer Frist über das Ei von Ascaris megalocephala veröffentlichten Schriften abermals um eine vermehrt worden. Es ist dies die durch eine vorläufige Mitteilung (22) bereits in Aussicht gestellte ausführliche Abhandlung von KULTSCHITZKY [1]).

Als neu in derselben ist anzuführen: 1) der von KULTSCHITZKY zum erstenmal gelieferte Nachweis, daß sowohl Ei- und Spermakern, als auch die Blastomerenkerne achromatische Kernkörperchen enthalten, 2) die Beobachtung, daß die Knäuelfäden eines jeden Kerns vor Ausbildung der Teilungsfigur zu einem dichten Klumpen („Endknäuel") zusammengeballt werden (entsprechend meinen Fig. 25, Taf. I, und 77, Taf. IV), 3) endlich die Angabe, daß sich während der Eireifung von dem zu amöboiden Fortsätzen ausgezogenen Protoplasmakörper des Spermatozoons Teilchen loslösen und als isolierte Körnchen eine Zeit lang im Eiprotoplasma nachgewiesen werden können, ein Verhalten, dem ich jedoch nach eigenen Erfahrungen eine allgemeine Gültigkeit nicht zuerkennen kann.

Abgesehen von den angeführten Punkten, bringt die in Rede stehende Abhandlung nichts, was nicht schon, sorgfältiger untersucht, genauer gezeichnet und ausführlicher beschrieben, in den Arbeiten früherer Autoren enthalten wäre, und somit liegt die Bedeutung der Untersuchungen KULTSCHITZKY's wesentlich darin, daß gewisse zum Teil bestrittene Angaben einzelner Vorgänger von einem unbeeinflußten Beobachter bestätigt werden. Eine solche Stellung nimmt die Abhandlung speziell zu meinen eigenen Ar-

---

1) KULTSCHITZKY, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI.

beiten ein, indem der russische Autor sowohl meine Mitteilungen (10) über die beiden Archoplasmakugeln (soweit seine allerdings spärlichen und durch Zeichnungen nicht illustrierten Angaben reichen) bestätigt, als auch in bezug auf die Bildung der Richtungskörper mit meiner ausführlichen Darstellung (16) vollkommen übereinstimmt, wenigstens in seinen Zeichnungen, wogegen er allerdings in der Auslegung dieser Befunde viel wesentlicher, als es in seiner Beschreibung hervortritt, von meiner Darstellung abweicht. Ich sehe mich deshalb veranlaßt, auf diese Verhältnisse mit einigen Worten einzugehen.

Unter den Bildern, die KULTSCHITZKY von der Bildung der Richtungskörper gibt, ist kein einziges, das nicht in allem Wesentlichen mit einer der von mir gezeichneten Figuren identisch wäre. So hat er besonders die von mir zuerst beschriebenen wichtigen Chromatinbrücken zwischen den Unterabteilungen der zwei vorhandenen Chromatinkörper in ganz der gleichen Weise nachweisen können, und speziell jene beiden Figuren, auf welche er seine von der meinigen abweichende Darstellung gründet (Fig. 1 u. 2, Taf. XXIX), nehmen sich fast wie Kopien meiner in Fig. 15 gezeichneten Abbildungen aus.

Die Berichtigung nun, die KULTSCHITZKY meinen Resultaten zu geben für nötig findet, besteht in Folgendem: 1) behauptet er, in der ersten Richtungsspindel seien zunächst vier paarweise verbundene Chromatinstäbchen vorhanden, die sich hier in je zwei Hälften — eine für den Richtungskörper, eine für das Ei — spalten, während ich selbst, im Einklang mit CARNOY, ZACHARIAS und VAN GEHUCHTEN, schon im Keimbläschen jede Chromatingruppe als aus vier Stäbchen zusammengesetzt nachgewiesen habe; 2) glaubt er, daß nur nach seinen Resultaten die Bildung der Richtungskörper als Karyokinese bezeichnet werden könne.

Betrachten wir zunächst den zweiten Punkt. KULTSCHITZKY stimmt darin mit mir überein, daß er als Kennzeichen der Karyokinese die Teilung (Längsteilung) der chromatischen Elemente und die Wanderung der beiden Hälften zu entgegengesetzten Polen betrachtet. Indem er nun in der ersten Richtungsspindel vier Stäbchen beschreibt, die erst, nachdem sie zur Äquatorialplatte angeordnet sind, eine Längsspaltung erleiden sollen, erhält zwar der Bildungsvorgang des ersten Richtungskörpers entschieden den Charakter der Karyokinese, allein durchaus nicht in höherem Maße als durch meine Darstellung. Denn es ist bekanntlich nicht nötig, ja nicht einmal häufig, daß die Spaltung eines Elements

erst in der fertig ausgebildeten Spindel erfolgt, sondern gewöhnlich finden wir schon in dem noch völlig intakten Kernbläschen jedes Element aus parallelen Schwesterfäden zusammengesetzt — und nichts anderes habe ich für das Keimbläschen von Ascaris meg. beschrieben. Leistet also KULTSCHITZKY's Annahme nicht im mindesten mehr als meine Betrachtungsweise, so stellen sich derselben umgekehrt schon bei der Erklärung der ersten Richtungsfigur erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Denn die paarweise Verbindung je zweier der vier von KULTSCHITZKY angenommenen Elemente durch Chromatinbrücken, also das in seinen Figuren 1 und 2 dargestellte Verhalten, das für meine Auffassung des Vorganges eine wesentliche Stütze bildet, ist für seine Erklärungsweise ein völliges Rätsel und wird demgemäß, seiner Bedeutung nach, von ihm vollständig ignoriert. Wollte man aber auch hiervon absehen, so ist doch so viel sicher, daß sich KULTSCHITZKY durch seine Annahme jegliche Möglichkeit entzieht, die Bildung des zweiten Richtungskörpers als Karyokinese aufrecht zu erhalten. Denn für ihn bestehen in der zweiten Richtungsspindel von Anfang an vier Elemente, von denen einfach zwei ausgestoßen werden, zwei im Ei verbleiben; die von ihm selbst geforderte Teilung der Elemente würde vollkommen fehlen und somit ein Vorgang gegeben sein, den WEISMANN als „Reduktionsteilung" bezeichnet und den dieser Forscher gerade für die Bildung des zweiten Richtungskörpers postuliert. Nicht nur also, daß der russische Autor sich irrt, wenn er glaubt, nur seine Darstellung könne dem Vorgang den Charakter der Karyokinese wahren, führt im Gegenteil gerade seine Betrachtungsweise zu der Konsequenz, daß wenigstens der Bildung des zweiten Richtungskörpers die wesentlichen Merkmale der karyokinetischen Teilung abgesprochen werden müssen. Vielmehr besteht die einzige Möglichkeit, die Reifung des Eies von Ascaris megalocephala unter die typischen karyokinetischen Phänomene einzureihen, in der von mir aufgestellten und, wie ich glaube, aufs beste begründeten Anschauung, wonach im Keimbläschen dieses Eies (Typus CARNOY) z w e i chromatische Elemente enthalten sind, die in der ersten Richtungsspindel regelrecht halbiert werden, worauf die zwei im Ei verbleibenden Tochterelemente eine gleiche Halbierung in der zweiten Richtungsspindel erfahren. Eine besondere Stellung nimmt der Vorgang nur dadurch ein, daß in den primären Tochterelementen, noch ehe dieselben von ihren Schwesterhälften getrennt sind, bereits die nächste Teilung vorbereitet ist, eine Besonderheit, die durch das Fehlen der Kern-

rekonstruktion zwischen den beiden Teilungen möglich wird und die darin in einfachster Weise ihre Erklärung findet. Die Vierteiligkeit von je zwei chromatischen Elementen, das ist demnach der Punkt, dessen Bejahung den Prozeß ohne weiteres als Karyokinese stempelt, dessen Verneinung ihm diesen Charakter unrettbar entzieht; und ich glaube dies wohl am schärfsten zum Ausdruck bringen zu können, wenn ich behaupte, daß von allen Autoren, welche die Reifung des Eies von Ascaris megalocephala studiert, und auch von jenen, welche diesen Vorgang als Karyokinese bezeichnet haben, ich allein den Anspruch erheben kann, den Prozeß an die sonst überall nachgewiesenen karyokinetischen Erscheinungen angeschlossen und in prinzipielle Übereinstimmung damit gebracht zu haben. Wer die von mir beschriebene Struktur und Verlaufsweise in Abrede stellt oder als irrtümlich nachzuweisen vermag, der muß zugleich der Bildung, sei es nur des einen, sei es beider Richtungskörper die Merkmale der typischen Karyokinese nehmen.

Der Darstellung von KULTSCHITZKY ist dies nicht gelungen.

Den übereinstimmenden, durch die klarsten Zeichnungen erhärteten Angaben von CARNOY, ZACHARIAS, von mir und VAN GEHUCHTEN, daß schon im Keimbläschen in jeder der beiden Chromatingruppen vier Stäbchen enthalten sind und daß diese Struktur ohne Veränderung in die erste Richtungsspindel übergeht, vermag er nur den Satz gegenüberzustellen, daß die Bilder, die er von diesem Stadium beobachten konnte, zu unklar und unkonstant sind, als daß er ihnen eine bestimmte Bedeutung beilegen könne, und seine Behauptung, daß in der ersten Richtungsspindel zunächst nur vier paarweise verbundene Chromatinstäbchen vorhanden seien, gründet er auf ein Bild (Fig. 1 und 2, Taf. XXIX), welches nicht die mindeste Beweiskraft besitzt, wie wohl am besten daraus hervorgeht, daß ganz identische Bilder (Fig. 15a, b, c, Taf. I) in meiner Arbeit (16) sich finden, Bilder, die dadurch entstehen, daß bei der Ansicht der ersten Richtungsspindel vom Pol zwei Stäbchen einer jeden Gruppe von den beiden anderen verdeckt werden.

Weit entfernt also, daß KULTSCHITZKY imstande wäre, die Richtigkeit der speziell von mir über die Konstitution der beiden Chromatingruppen gemachten Angaben zu erschüttern, vermögen die Bilder, die er gibt, nicht einmal die geringste Wahrscheinlichkeit dafür zu erwecken, daß an seinen Präparaten irgend ein wesentlicher Punkt sich anders verhalte, als ich ihn geschildert habe.

Da jedoch jede gedruckte Behauptung, selbst wenn sie ohne alles Beweismaterial vorgetragen wird, eine gewisse Autorität besitzt und gerade in unserem Fall — nach den Erörterungen WEISMANN's — ein theoretisches Interesse vorhanden ist, daß der Vorgang vollkommen klar dasteht, so erlaube ich mir, den Wunsch auszusprechen, KULTSCHITZKY möge ein Ei, wie er es in Fig. 1 und 2 (Taf. XXIX) gezeichnet hat, so lange drehen, bis er die gezeichneten vier Stäbchen von ihren Enden erblickt, und das Bild mitteilen, das sich dann dem Beschauer darbietet.

Verzeichnis

der seit dem Jahre 1883 über das Ei von Ascaris megalocephala erschienenen Publikationen in chronologischer Reihenfolge.

1. A. SCHNEIDER, Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883.
2. M. NUSSBAUM, Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. für mikr. Anat. Band 23. 1884.
3. E. VAN BENEDEN, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand et Leipzig. 1883.
4. J. B. CARNOY, La vésicule germinative etc. chez l'Ascaris megalocephala. La Cellule t. II. fasc. I. 1886.
5. M. NUSSBAUM, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikr. Anat. Band 26. 1886.
6. J. B. CARNOY, La segmentation chez les nématodes. La Cellule t. III. fasc. I. 1886.
7. TH. BOVERI, Über die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz.-Ber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Phys. in München. Band II. Heft 3. 1886.
8. O. ZACHARIAS, Über die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Zool. Anzeiger, X. Jahrg. Nr. 247. 28. März 1887.
9. O. ZACHARIAS, Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte etc. bei Ascaris megalocephala. Arch. für mikr. Anat. Band 30. 1887.
10. TH. BOVERI, Über die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitzungsber. der Gesellschaft f. Morph. u. Phys. in München. Band III. Heft 2. 1887.
11. VAN BENEDEN et NEYT, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division cellulaire karyokinétique chez l'ascaris de cheval. Le Moniteur Belge. Nr. 232. 20. Aout 1887.

12. O. Zacharias, Über die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des tierischen Eies. Tageblatt der 60. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Wiesbaden 1887. pag. 249.
13. A. van Gehuchten, Observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Asc. meg. Tagebl. d. 60. Naturforscher-versammlung zu Wiesbaden 1887, pag. 250.
14. E. van Beneden et A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocephale. Bulletin de l'Ac. royale de Belgique, III. série, t. XIV. 1887.
15. Th. Boveri, Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Asc. meg. Anat. Anzeiger, II. Jahrg. Nr. 22. 15. Oktober 1887.
16. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft I. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris meg. u. Asc. lumbr. Jena 1887.
17. A. van Gehuchten, Nouvelles observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala. Anat. Anzeiger, II. Jahrg. Nr. 25. 25. Nov. 1887.
18. O. Zacharias, Die Befruchtungserscheinungen am Ei von Ascaris meg. Anat. Anz. II. Jahrg. Nr. 26. 1. Dez. 1887.
19. O. Zacharias, Über Abtötung und Färbung der Eier von Ascaris meg. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 1. 1. Jan. 1888.
20. O. Zacharias, Über Abweichungen vom Typus bei Konjugation der Geschlechtskerne. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 2 u. 3. 18. Jan. 1888.
21. E. van Beneden, Sur la fécondation chez l'ascaride mégalocephale. Anat. Anz. III. Jahrg. (No. 4 u. 5. 1. Febr. 1888.
22. N. Kultschitzky, Ergebnisse einer Untersuchung über die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris meg. Sitzungsber. der k. preuß. Akad. d. Wiss. 1888 II.
23. A. van Gehuchten, L'alcool acétique comme fixateur des oeufs d'Asc. meg. Anat. Anz. III. Jahrg. Nr. 8. 15. März 1888.
24. O. Zacharias, Einige Worte zur Richtigstellung in betreff des van Gehuchten'schen Aufsatzes in Nr. 8 d. Z. Anat. Anz. III. Jahrg. 15. April. 88.
25. Th. Boveri, Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitzungsber. der Gesellschaft für Morph. u. Phys. in München. III. Band. Heft 3. 1887.
27. N. Kultschitzky, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXI.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen sind bei Anwendung der homogenen Immersion $\frac{1}{18}$ von Zeiß mit dem Prisma gezeichnet. Die Verschiedenheiten in der relativen Größe der einzelnen Figuren sind durch die Benützung verschiedener Oculare bedingt.

Tafel I.

Fig. 1 und 2. Freie Spermatozoën, welche die Zusammensetzung des Kerns aus zwei Hälften erkennen lassen.

Fig. 3—9. Spermatozoën in Eiern während der Bildung der Richtungskörper:

Fig. 3. zur Zeit der Entstehung der I. Richtungsspindel,

Fig. 4 u. 5. während der Bildung des I. Richtungskörpers,

Fig. 6—9. während der Bildung des II. Richtungskörpers.

Fig. 10—17. Ei- und Spermakern in verschiedenen Stadien ihrer Ausbildung. Die in b—d gegebenen Bilder stellen überall den in a. abgebildeten Eikern (bezw. die weiblichen Kernelemente) bei einer anderen Orientierung des Eies zum Auge des Beschauers oder bei anderer Einstellung vor.

Fig. 18 a. Ei- und Spermakern als vollständig ausgebildete ruhende Kerne; im Eikern machen sich die ersten Spuren der Knäuelbildung bemerkbar.

Fig. 18 b. Der in a. bei Oberflächeneinstellung gezeichnete Eikern im optischen Durchschnitt.

Fig. 19. Ei- oder Spermakern im Beginn der Knäuelphase. Oberflächen-Ansicht.

Fig. 20. Die beiden Geschlechtskerne mit weiter entwickeltem Knäuel. Oberflächen-Ansicht.

Fig. 21. Die Knäuelfäden haben die letzten Seitenästchen eingezogen und die scharfen Biegungen und Knickungen verloren. Von jedem Kern ist nur die dem Beschauer zugekehrte Hälfte gezeichnet.

Fig. 22. In jedem Kern bestehen zwei getrennte Knäuelfäden.

Fig. 23. Die zwei Fäden eines jeden Kerns verkürzt und verdickt.

Fig. 24 und 25. Verschiedene Bilder, wie sie der Kernauflösung vorhergehen.

Tafel II.

Fig. 26—38. Die Strukturen der Zellsubstanz (Archoplasma und Centrosomen) von der Entstehung der Geschlechtskerne bis zu deren Auflösung.

Fig. 26—29. Eier, in denen die während der Bildung des zweiten Richtungskörpers um das Spermatozoon zusammengezogene Archoplasmakugel bis zur vollen Ausbildung der beiden Geschlechtskerne fortbesteht.

Fig. 29 zeigt in a. und b. das gleiche Ei bei verschiedener Orientierung.

Fig. 30—32. Eier, in denen sich nach der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers das Archoplasma durch den ganzen Zellkörper ausbreitet (Fig. 30) und sich dann allmählich wieder kontrahiert (Fig. 31 und 32).

Fig. 32. In der Archoplasmaansammlung ist ein einfaches Centrosoma sichtbar.

Fig. 33. Zwei Centrosomen, durch Teilung eines einzigen entstanden (?).

Fig. 34. Die beiden Centrosomen weiter voneinander entfernt; das Archoplasma ungefähr eiförmig.

Fig. 35 und 36. Die Centrosomen aufquellend; das Archoplasma hantelförmig.

Fig. 37 und 38. Zwei vollkommen voneinander getrennte Archoplasmakugeln.

Fig. 39—43. Die Entstehung der ersten Furchungsspindel. Die Archoplasmamikrosomen, zu radialen Reihen geordnet, wandeln sich in Fädchen um (Fig. 39), die sich zum Teil an die Chromatinschleifen festheften (besonders deutlich in Fig. 42). Die Schleifen ordnen sich unter allmählicher Vermehrung der sich anheftenden Fibrillen (Spindelfasern) zur Äquatorialplatte.

Fig. 44 a. Erste Furchungsspindel vollständig ausgebildet. Fig. 44 b. Äquatorialplatte dieser Spindel vom Pol gesehen.

Tafel III.

Fig. 45—47. Infolge des beträchtlichen Abstandes der beiden weiblichen Chromatinstäbchen entstehen zwei vollkommen getrennte Kernbläschen (Fig. 45), die auch weiterhin selbständig bleiben (Fig. 46) und von denen ein jedes eine einzige Chromatinschleife hervorbringt (Fig. 47).

Fig. 48—50. Eier, welche die Variationen in der gegenseitigen Lagerung der Kerne und der Archoplasmakugeln veranschaulichen.

Fig. 51. Ein Ei, welches in seiner Conservierung (Prikrin-Essigsäure) dem lebenden Zustand sehr nahe kommt.

Fig. 52—54. Verschiedene Stadien der Verschmelzung von Ei- und Spermakern zu einem ruhenden ersten Furchungskern.

Fig. 55. Einheitlicher erster Furchungskern in Spindelbildung.

Fig. 56. Ein sehr frühes Stadium der Spindelentstehung.

Fig. 57. Ein Stadium der Spindelentstehung mit abnorm frühzeitig sichtbarer Längsspaltung der Schleifen.

Fig. 58. Spindel, deren Polstrahlen zu zwei kompakten körnigen Kugeln kontrahiert sind.

Fig. 59. Ein Ei mit sehr regelmäßig entwickelter Polstrahlung.

Fig. 60. Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel mit unregelmäßiger Schleifengruppierung.

Fig. 61. Äquatorialplatte mit zwei sich kreuzenden Schleifen.

Fig. 62 a, b. Zwei Ansichten eines Eies, in welchem jede Archoplasmakugel zunächst nur mit zwei Schleifen in Verbindung getreten ist.

Fig. 63. Alle vier Schleifen (eine davon ist nicht gezeichnet) sind um die eine Archoplasmakugel gruppiert.

Fig. 64 a und b. Schemata zur Erläuterung der Teilungsmechanik, mit Benützung der Angaben von van Beneden und Neyt (14) entworfen.

Tafel IV.

Fig. 65 a, 67 a, 69 a. Die erste Furchungsspindel in verschiedenen Stadien der Teilung. Die Spindelachse senkrecht zur optischen Achse des Mikroskops.

Fig. 65 b, 67 b, 69 b. Tochterplatten der in a. gezeichneten Eier vom Pol gesehen.

Fig. 66 und 68. Tochterplatten anderer Eier.

Fig. 70. Stadium, in welchem die Kernmembran sichtbar wird.

Fig. 71 a. Zweigeteiltes Ei; von jedem Kern sind die dem Beschauer zugekehrten Fortsätze gezeichnet. Fig. 71 b. Der Kern einer der beiden in a. gezeichneten Furchungszellen von der Fläche gesehen.

Fig. 72. Tochterplatte mit unregelmäßiger Schleifengruppierung.

Fig. 73. Zweigeteiltes Ei; die Kerne, im optischen Durchschnitt gezeichnet, stehen abnormerweise durch kontinuierliche Brücken miteinander in Verbindung.

Fig. 74. Zweigeteiltes Ei; die Kerne im Ruhezustand; Centrosomen jederseits noch einfach.

Fig. 75. Desgleichen; die Kerne im Beginne der Knäuelphase; die Centrosomen jederseits in Teilung begriffen.

Fig. 76. Desgleichen; in jedem Kern lassen sich vier Schleifen verfolgen. Zwei aufgequollene Centrosomen in beträchtlicher Entfernung voneinander; Archoplasma hantelförmig.

Fig. 77. Desgleichen. In der unteren Furchungszelle ist die Kernmembran bereits aufgelöst; in der oberen ist die Kernvakuole beträchtlich geschrumpft, die Schleifen sind zu einem dichten Klumpen zusammengeknäuelt. In jeder Zelle zwei vollkommen getrennte Archoplasmakugeln; die der unteren bereits strahlig metamorphosiert.

Fig. 78. Beide Furchungszellen mit fertigen Spindeln.

Fig. 79. Ein in Teilung begriffenes Ei, in welchem, infolge frühzeitiger Trennung der Schleifenenden die meridionalen Chromatinbrücken zwischen den beiden Tochterplatten fehlen.

Fig. 80 a. b. Zwei Ansichten eines Eies, dessen Tochterschleifen trotz beträchtlicher Entfernung von denen der Schwesterfäden

noch keine Veränderungen im Sinne der Kernrekonstruktion erlitten haben.

Fig. 81. Kern einer Furchungszelle in der Knäuelphase, in der Richtung der Achse der vorausgegangenen Spindel gesehen.

Fig. 82 a. Desgleichen. Fig. 82 b. Der in a. gezeichnete Kern bei seitlicher Ansicht.

Fig. 82 c. Schema einer Äquatorialplatte, auf welche die Schleifengruppierung des in a. und b. gezeichneten Kerns zurückzuführen ist.

Fig. 83 a und b. Die Kerne zweier zusammengehöriger Furchungskugeln in gleicher Richtung gesehen. Fig. 83 c. Schema einer Äquatorialplatte, auf welche die Schleifenanordnung beider Kerne zurückzuführen ist.

Tafel V.

Fig. 84 a. Abnorme Metakinese infolge mangelhafter Ausbildung der Spindelfasern. Von den vorhandenen vier Schleifenpaaren sind nur drei gezeichnet. Fig. 84 b. Schema einer Spindel, auf welche Fig. 84 a. zurückzuführen ist.

Fig. 85. Ei mit drei Archoplasmasonnen; zwei derselben sind mit den vier Schleifen zu einer normalen Spindel zusammengetreten.

Fig. 86. Dreigeteiltes Ei; jede Furchungszelle enthält eine Archoplasmakugel; die kleinste ist kernlos.

Fig. 87. Ei mit gegeneinander gedrehten Tochterplatten.

Fig. 88. Ei mit einem einzigen, vier Stäbchen enthaltenden Richtungskörper; aus dem einen Kern (Eikern) sind vier Schleifen hervorgegangen.

Fig. 89 a und b. Zwei Ansichten eines Eies, welches nur einen einzigen Richtungskörper mit vier Elementen gebildet hat und das in jeder Tochterplatte sechs Schleifen enthält.

Fig. 90. Ein Ei mit fünf Elementen in der Äquatorialplatte; der zweite Richtungskörper enthält nur ein einziges Stäbchen.

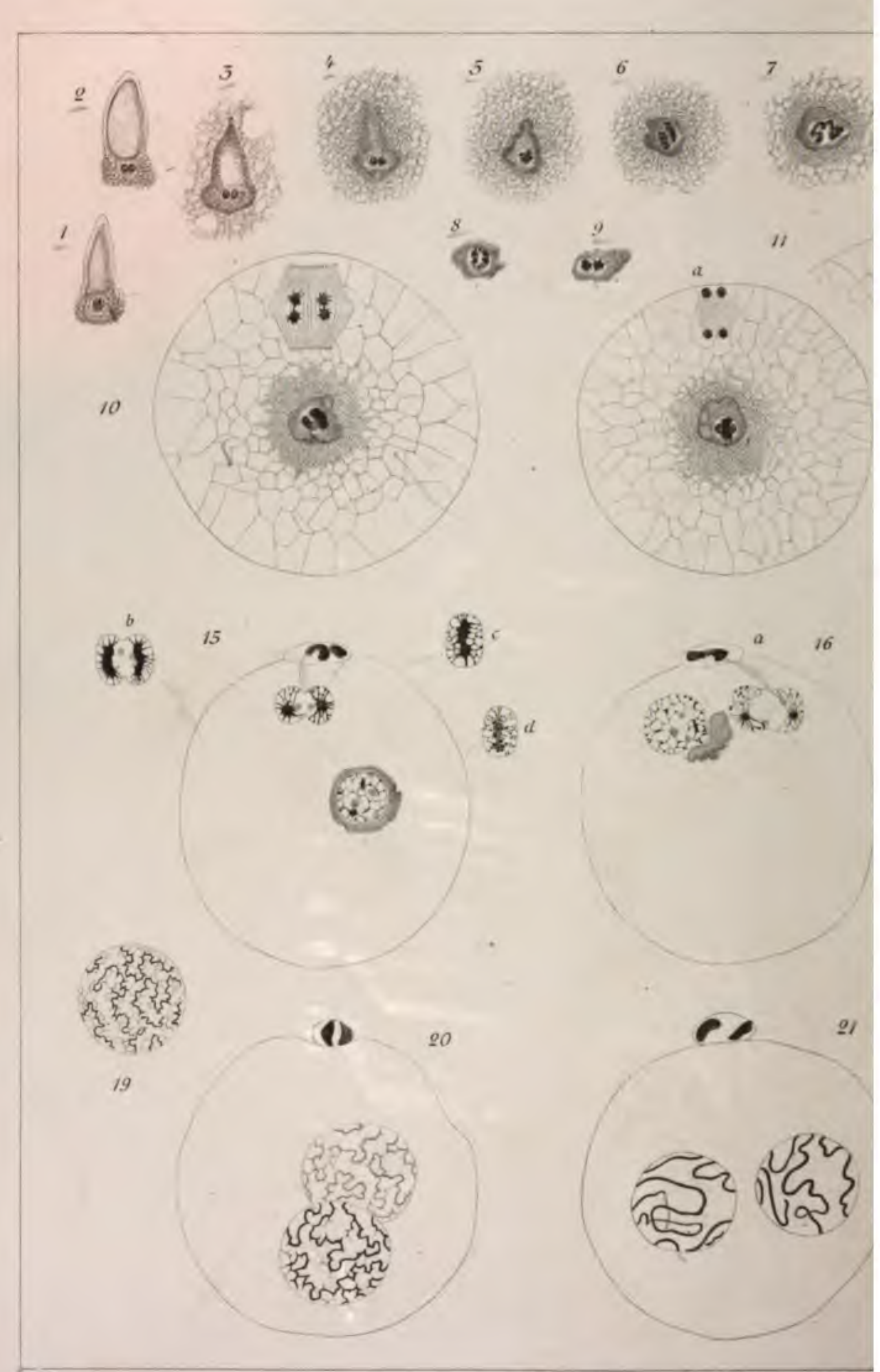
Fig. 91. Ein Ei mit zweiter Richtungsspindel, welche außer den zwei normalen Doppelstäbchen noch ein einfaches Stäbchen enthält, das im ersten Richtungskörper liegen sollte.

Fig. 92. Ein Ei, dessen erster Richtungskörper ein Doppelstäbchen und ein einfaches enthält; der zweite Richtungskörper ist normal; der Eikern entsteht aus drei Stäbchen.

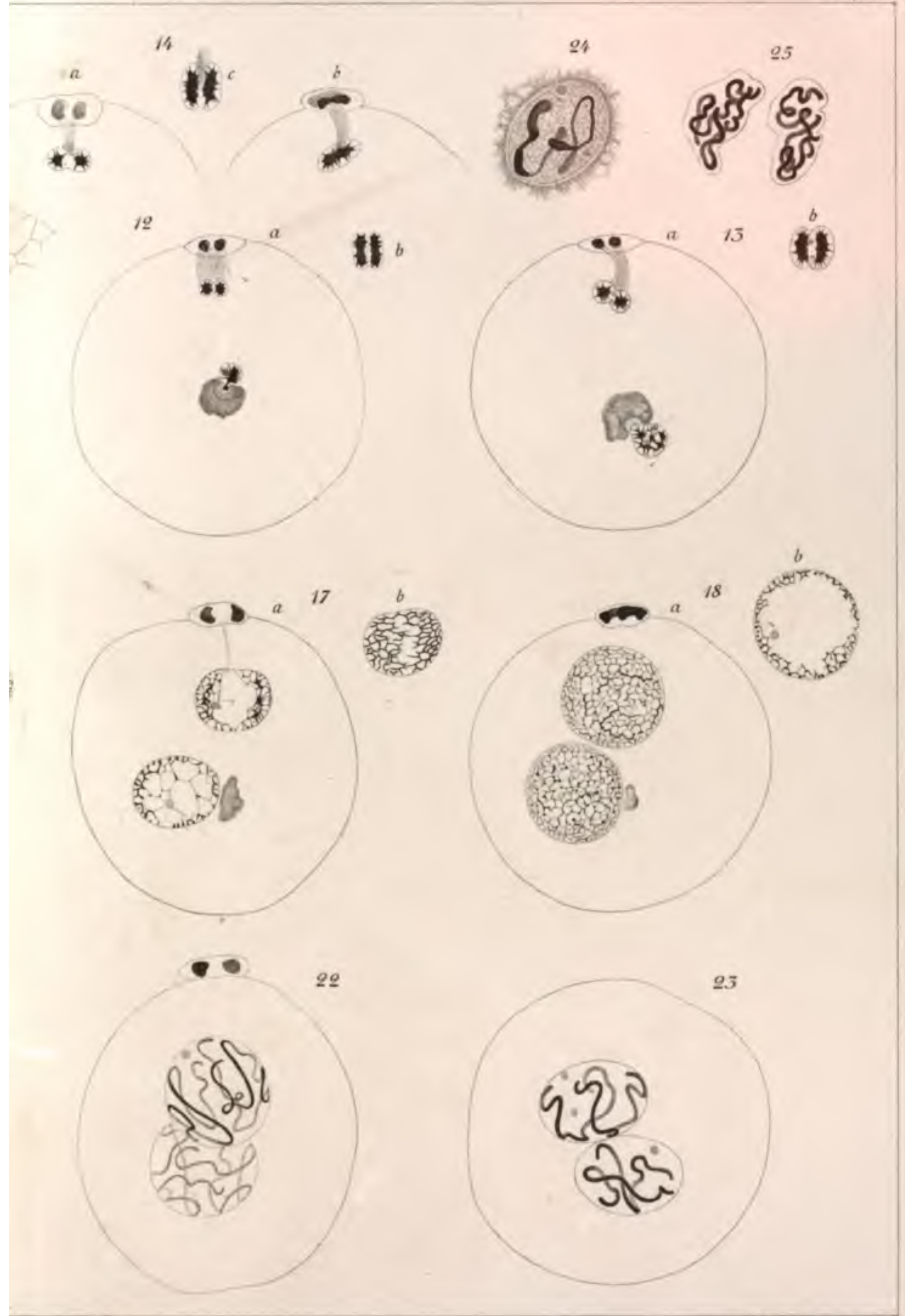
Fig. 93. Spindelbildung in einem Ei mit vier Polen.

Fig. 94. Ein Ei, in welchem das eingedrungene Spermatozoon ohne wesentliche Veränderung in der Peripherie liegen geblieben ist; das Ei hat in normaler Weise zwei Richtungskörper gebildet, und der Eikern, in der Knäuelphase, enthält zwei Schleifen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 596

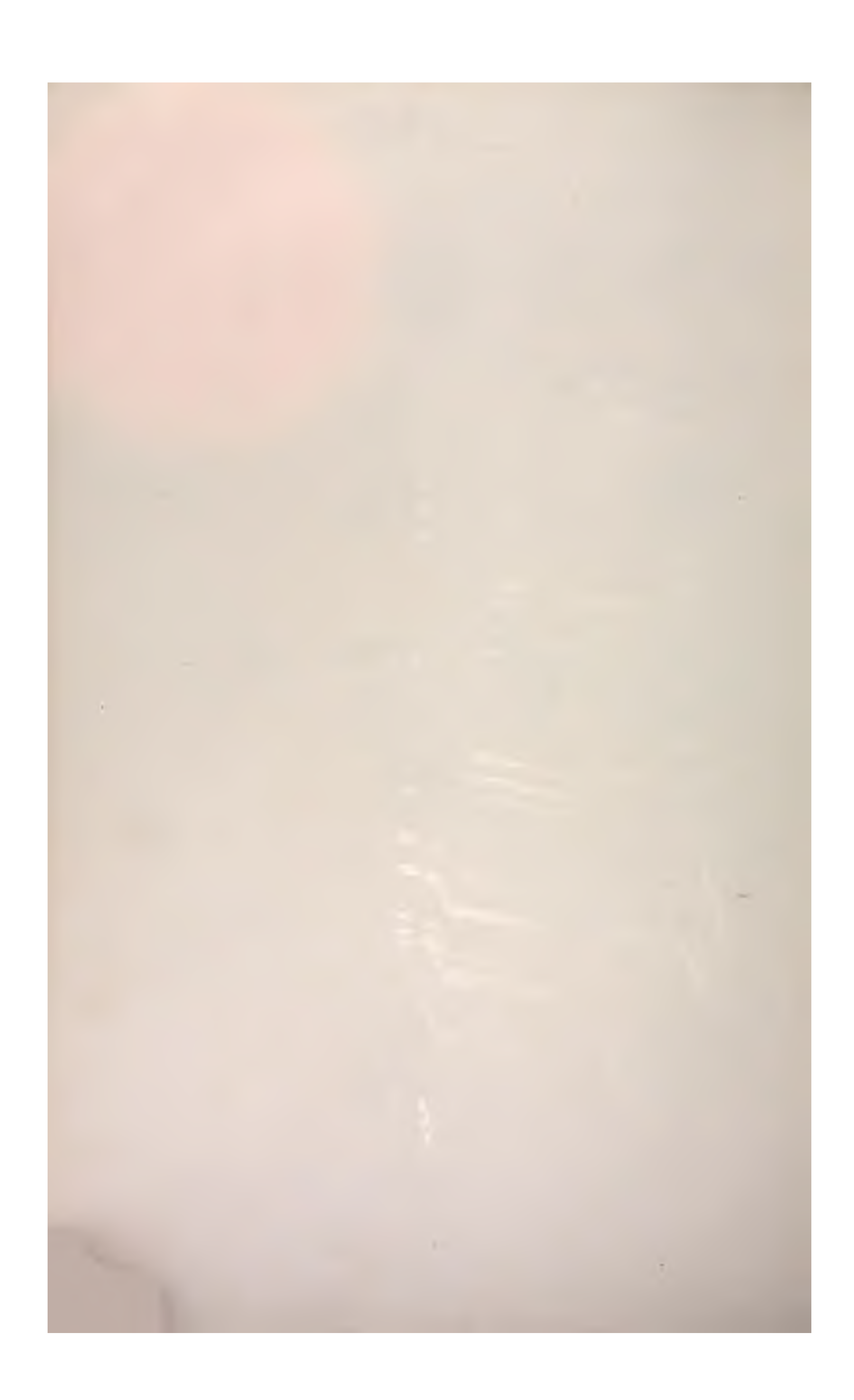


Boveri del.

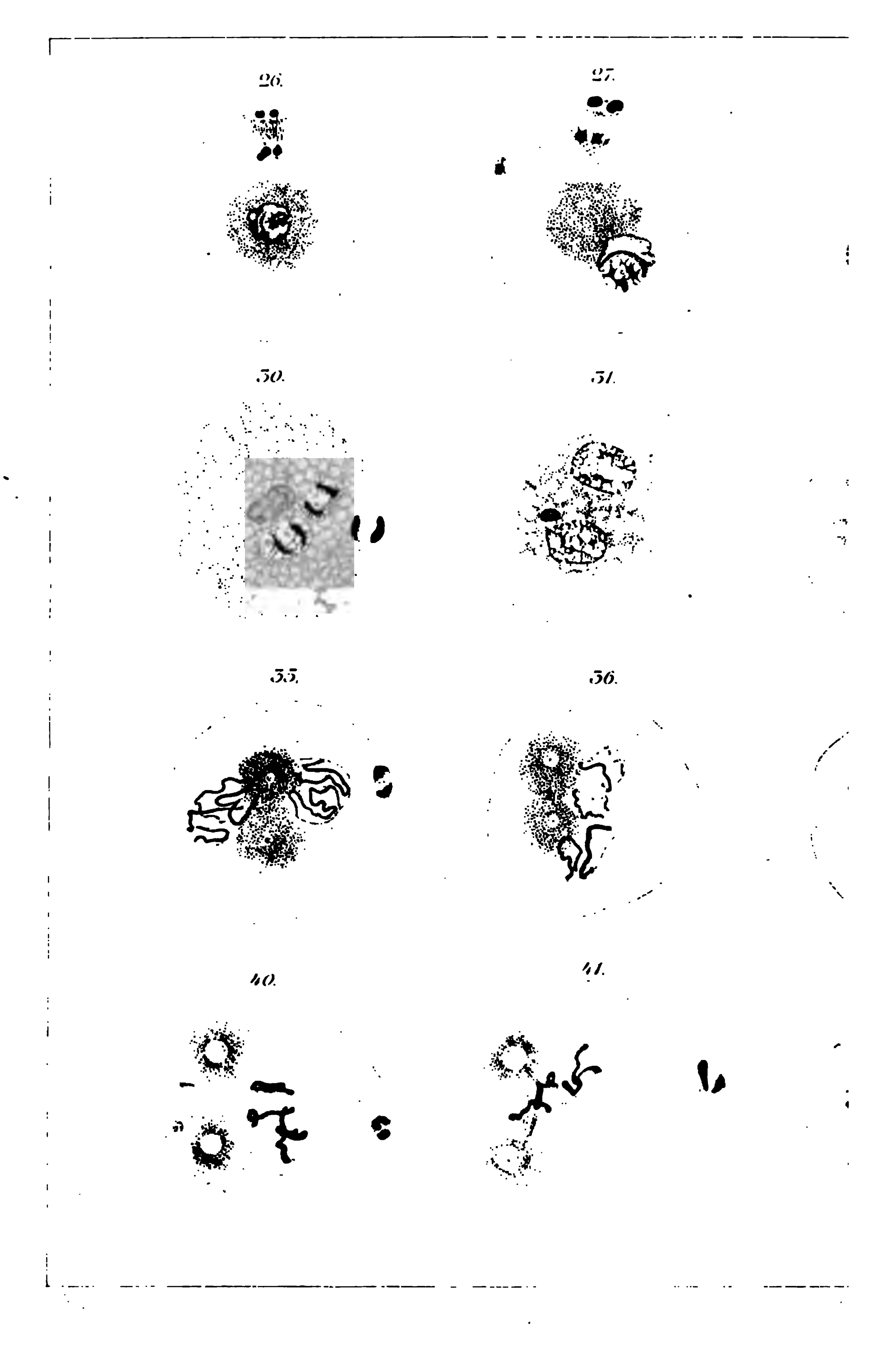


scher i Jena.

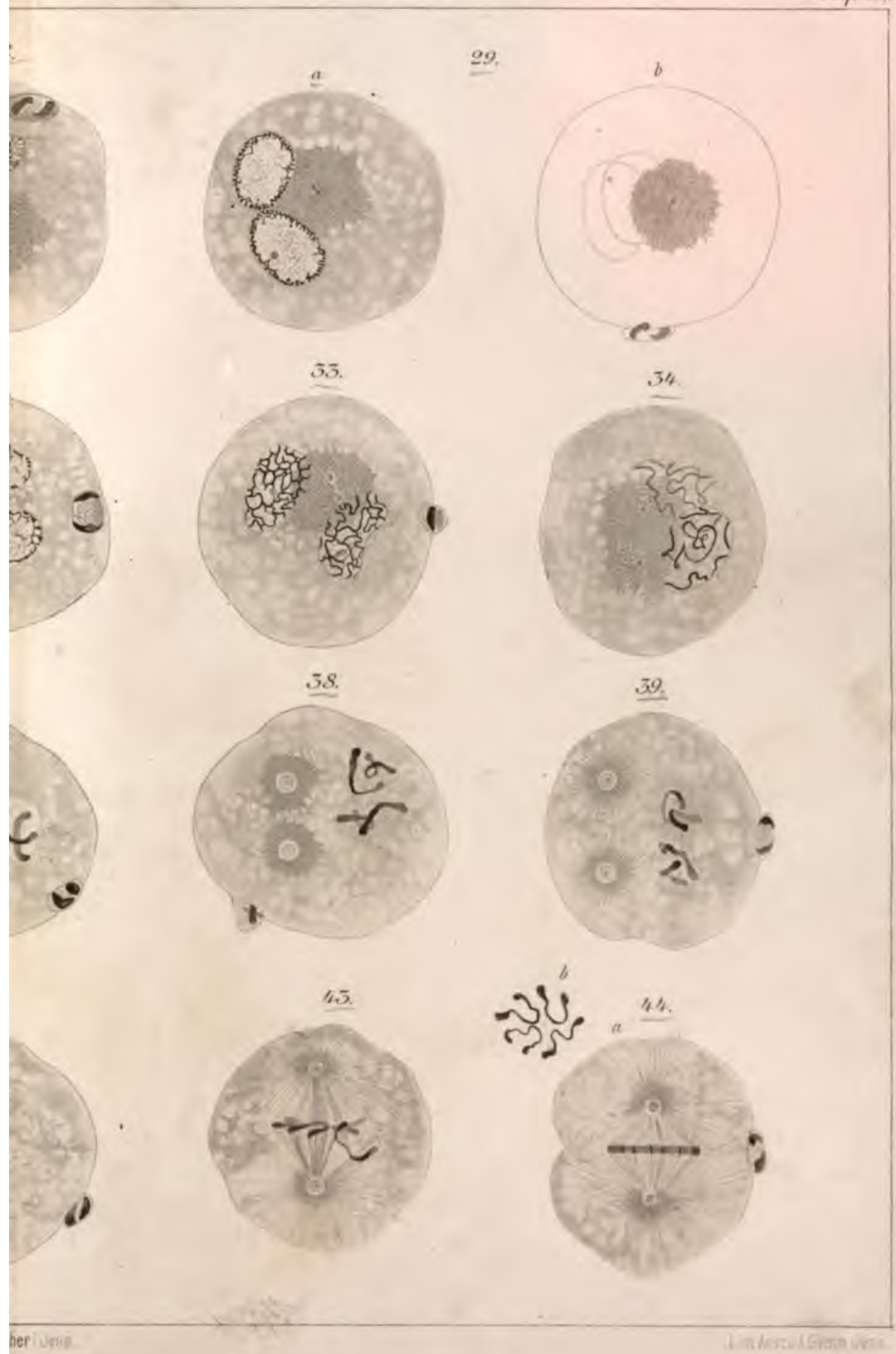
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



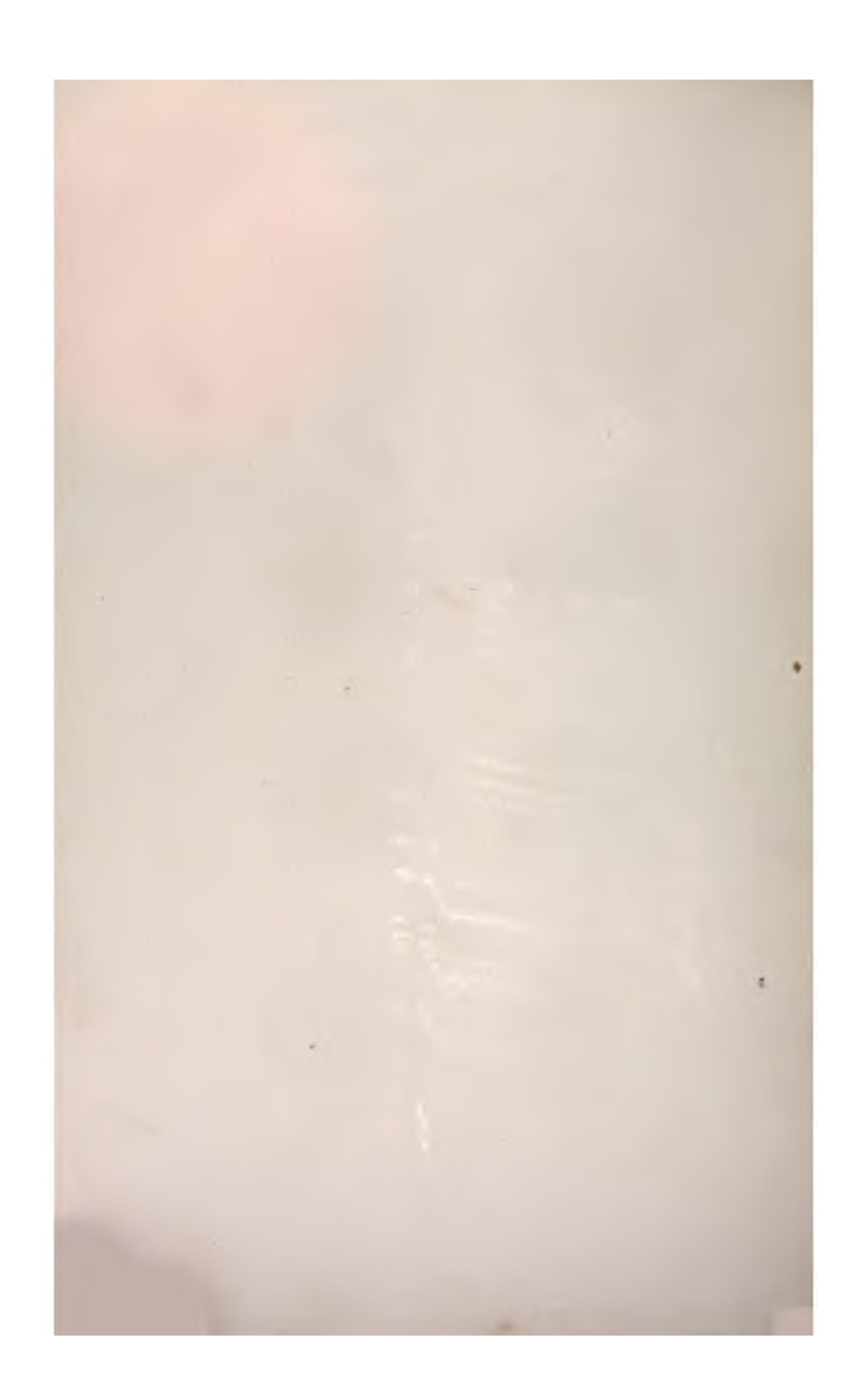


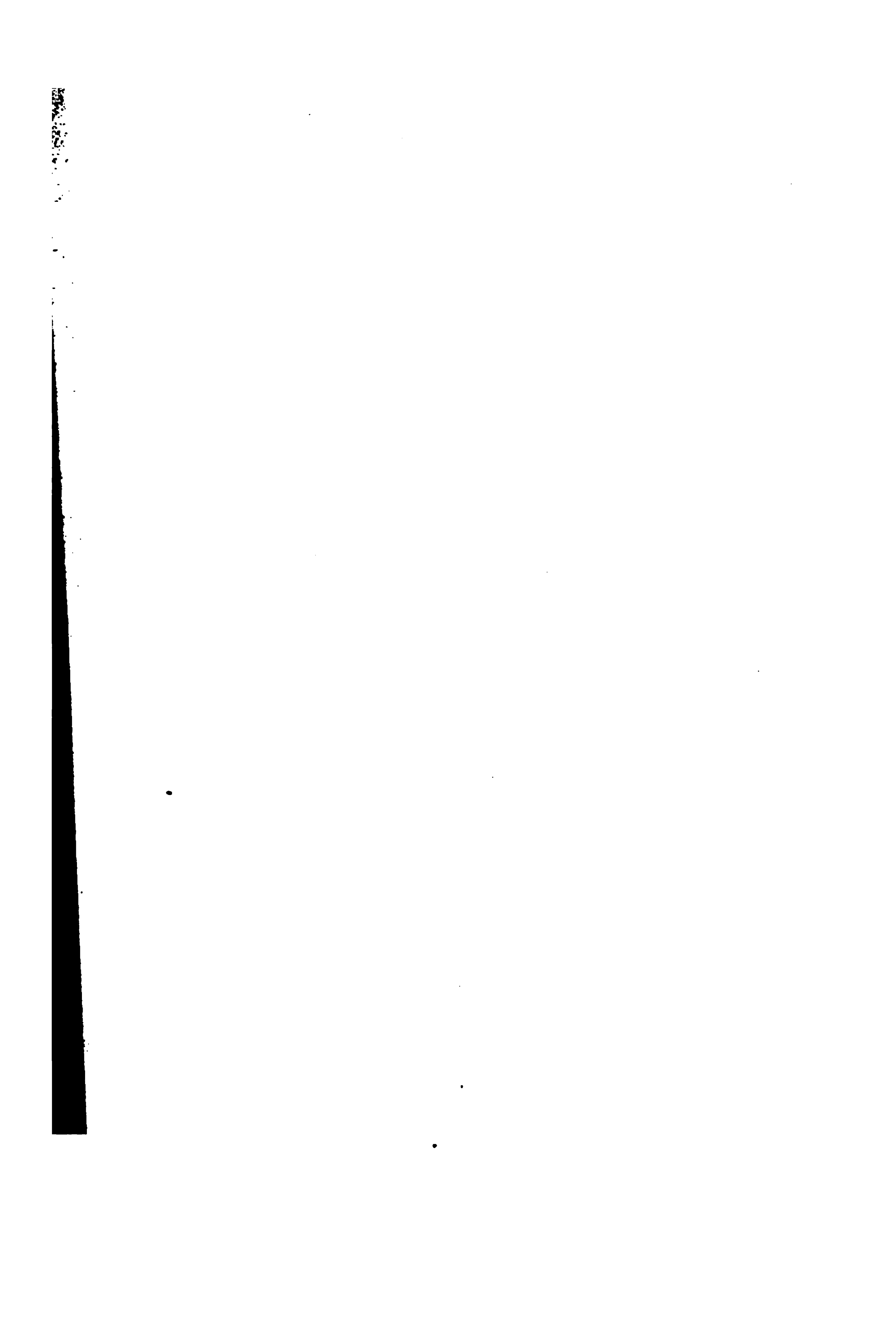


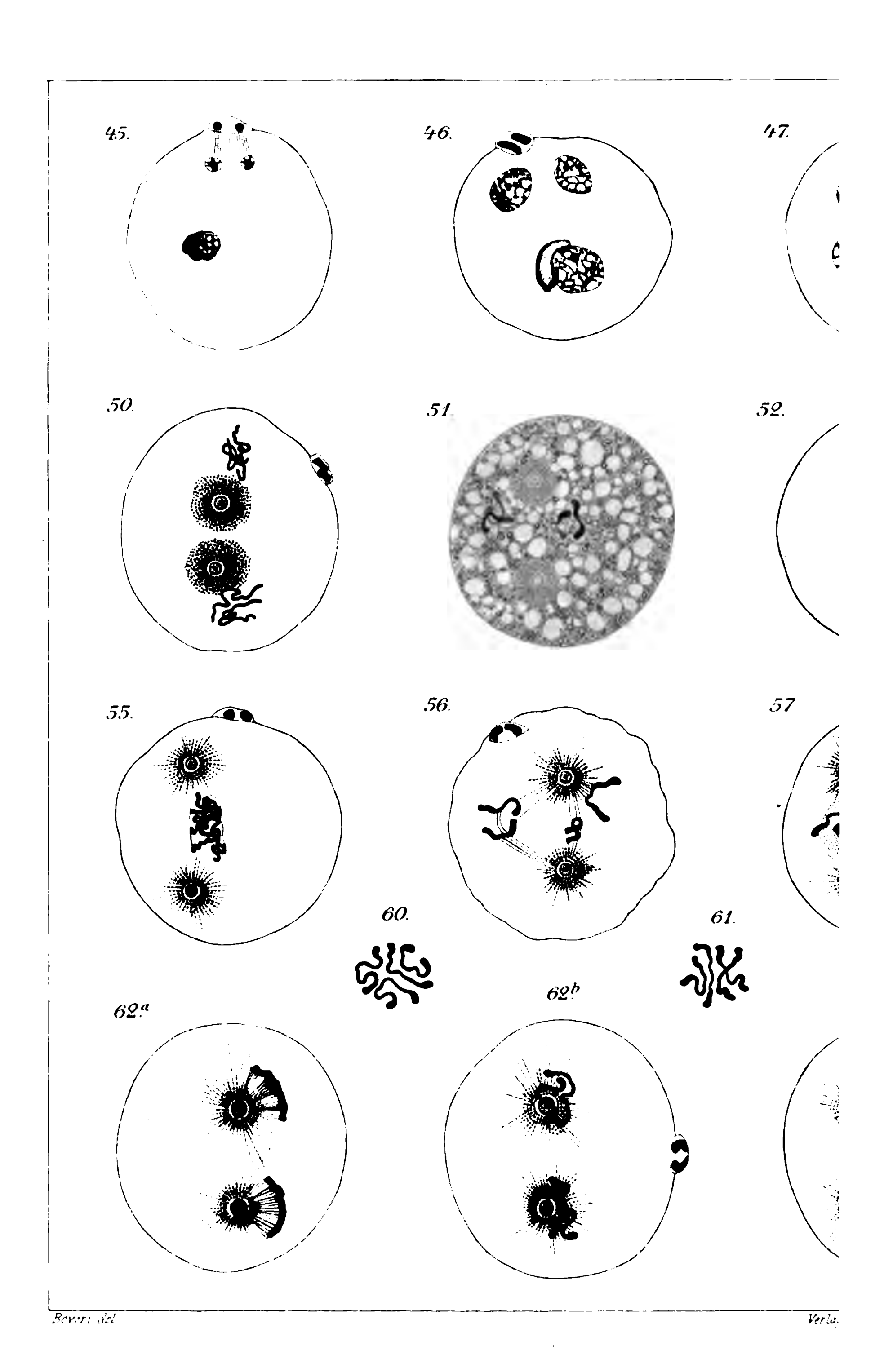
26.
27.
30.
31.
35.
36.
40.
41.

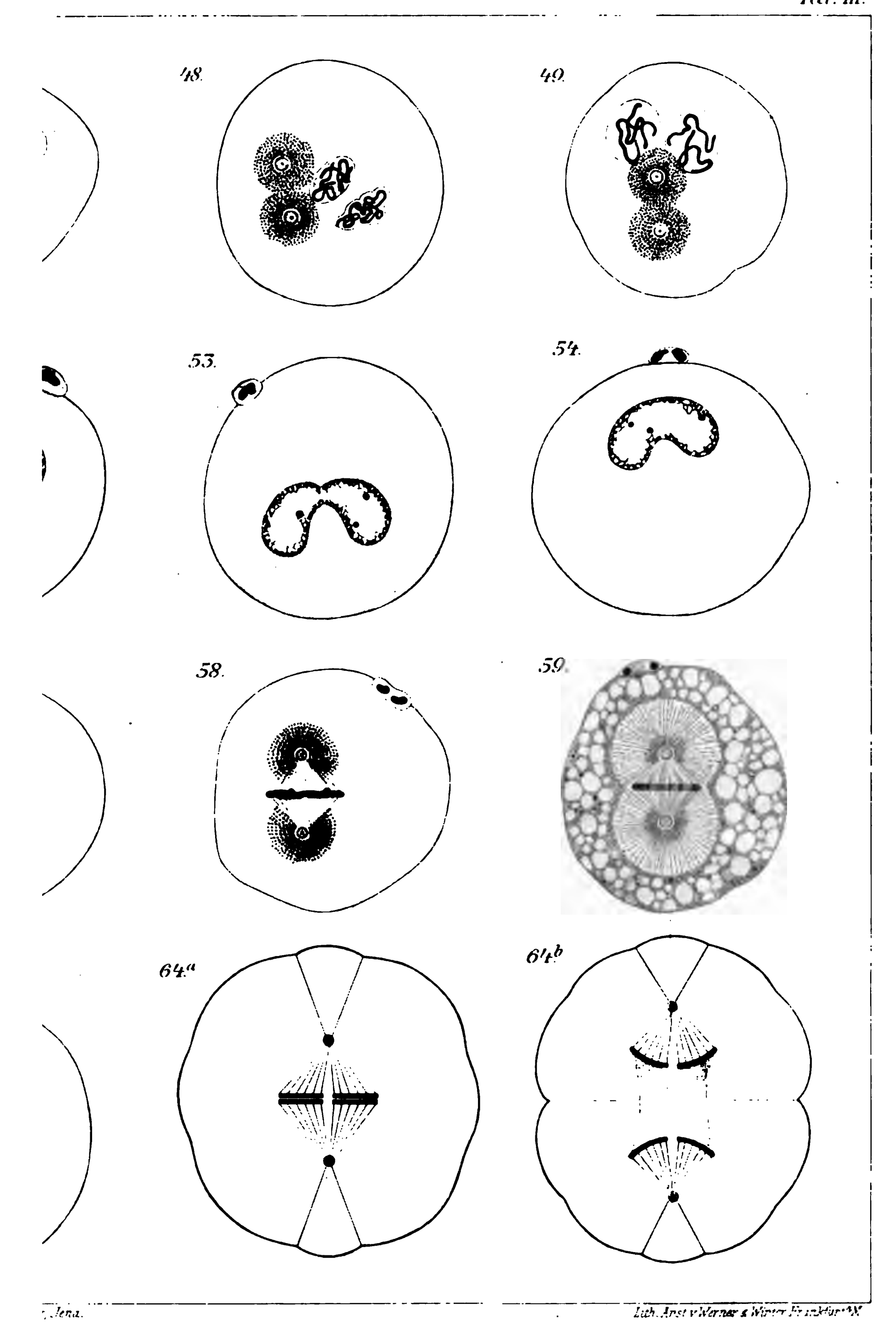


ber / Jena. Lith Anst. v. A. Giltsch, Jena.





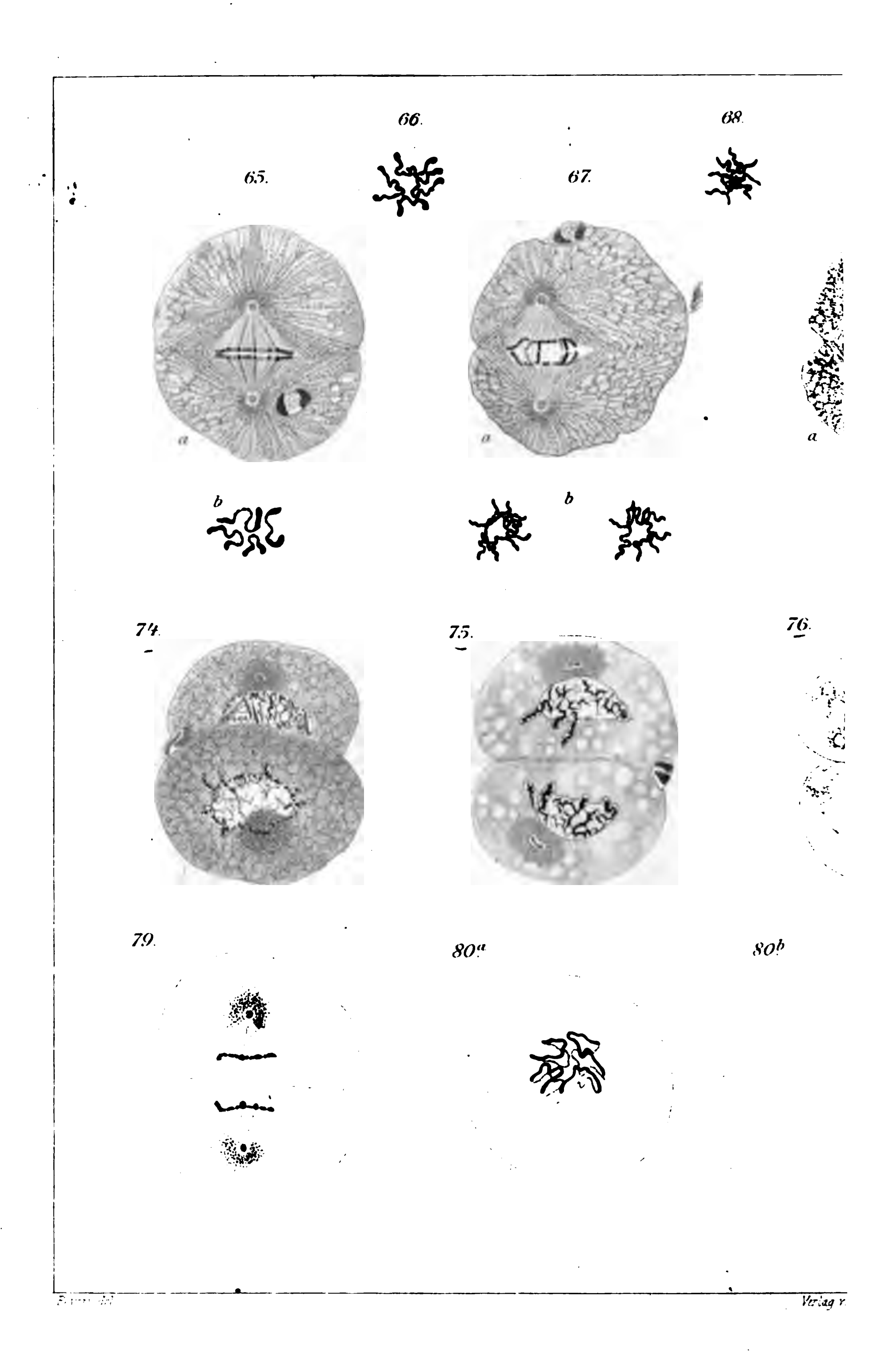

45.
46.
47.
50.
51.
52.
55.
56.
57
60.
61.
62.a
62.b
Boveri del.
Verla



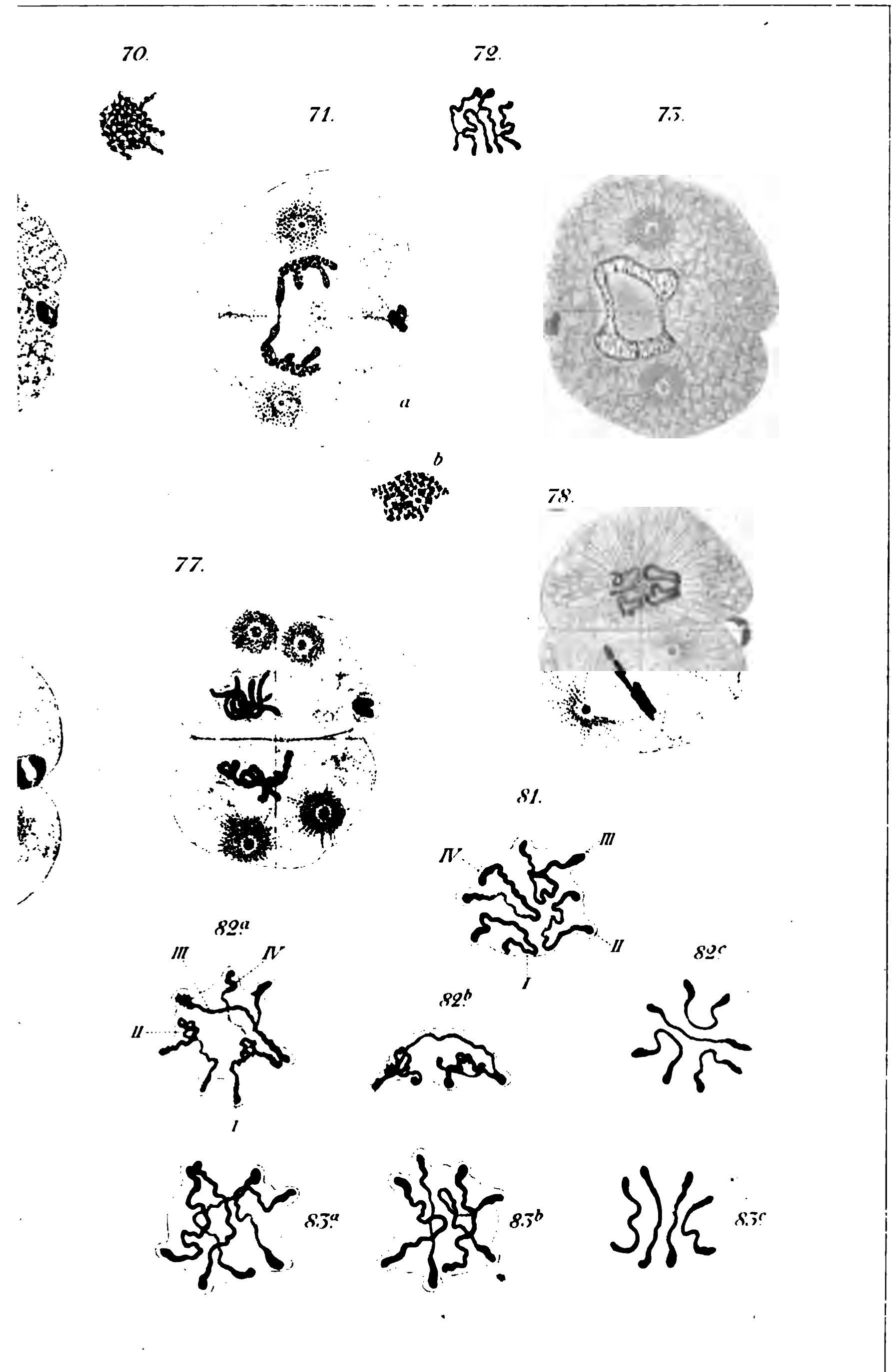
Jena.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ᵃ/M.

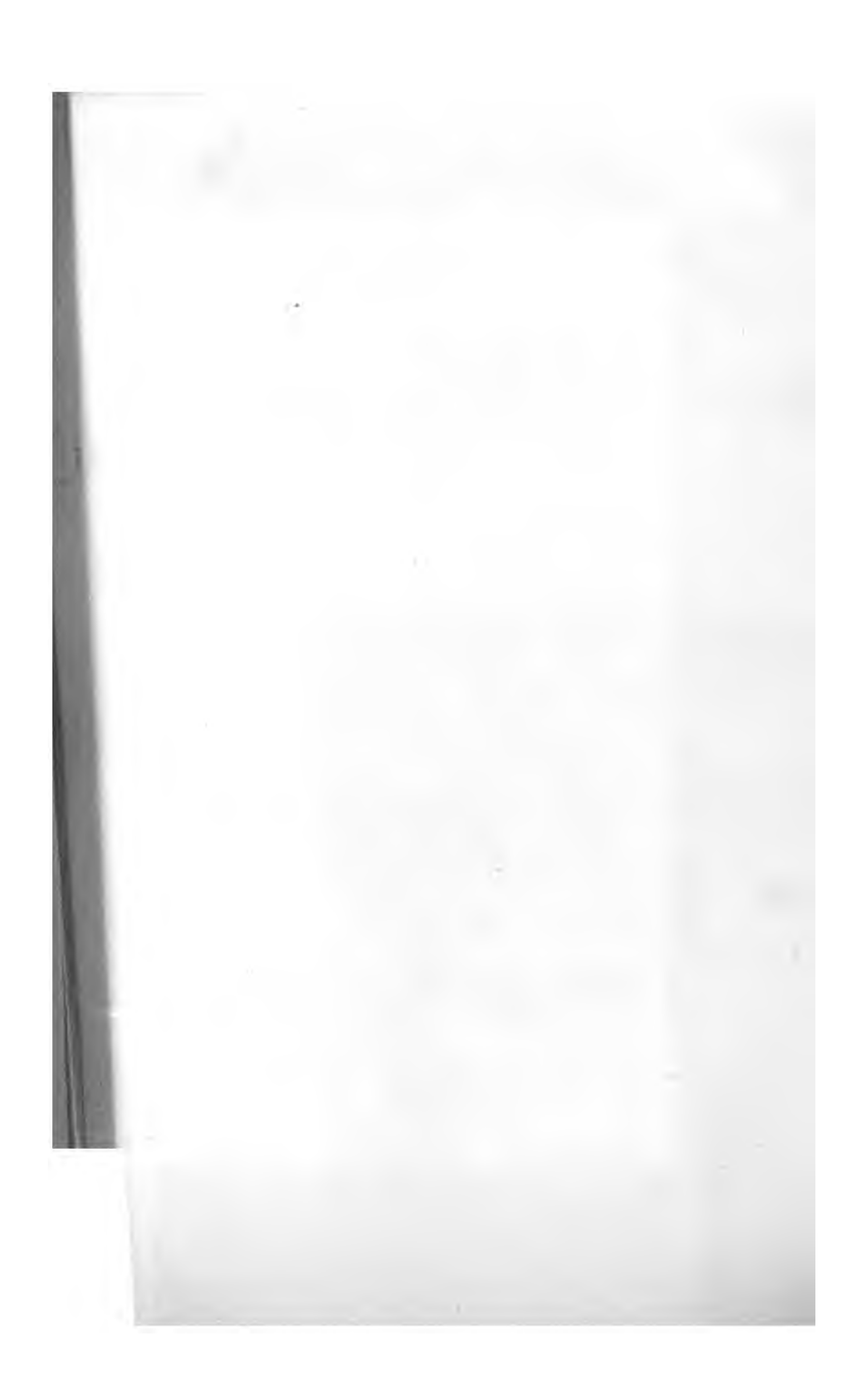


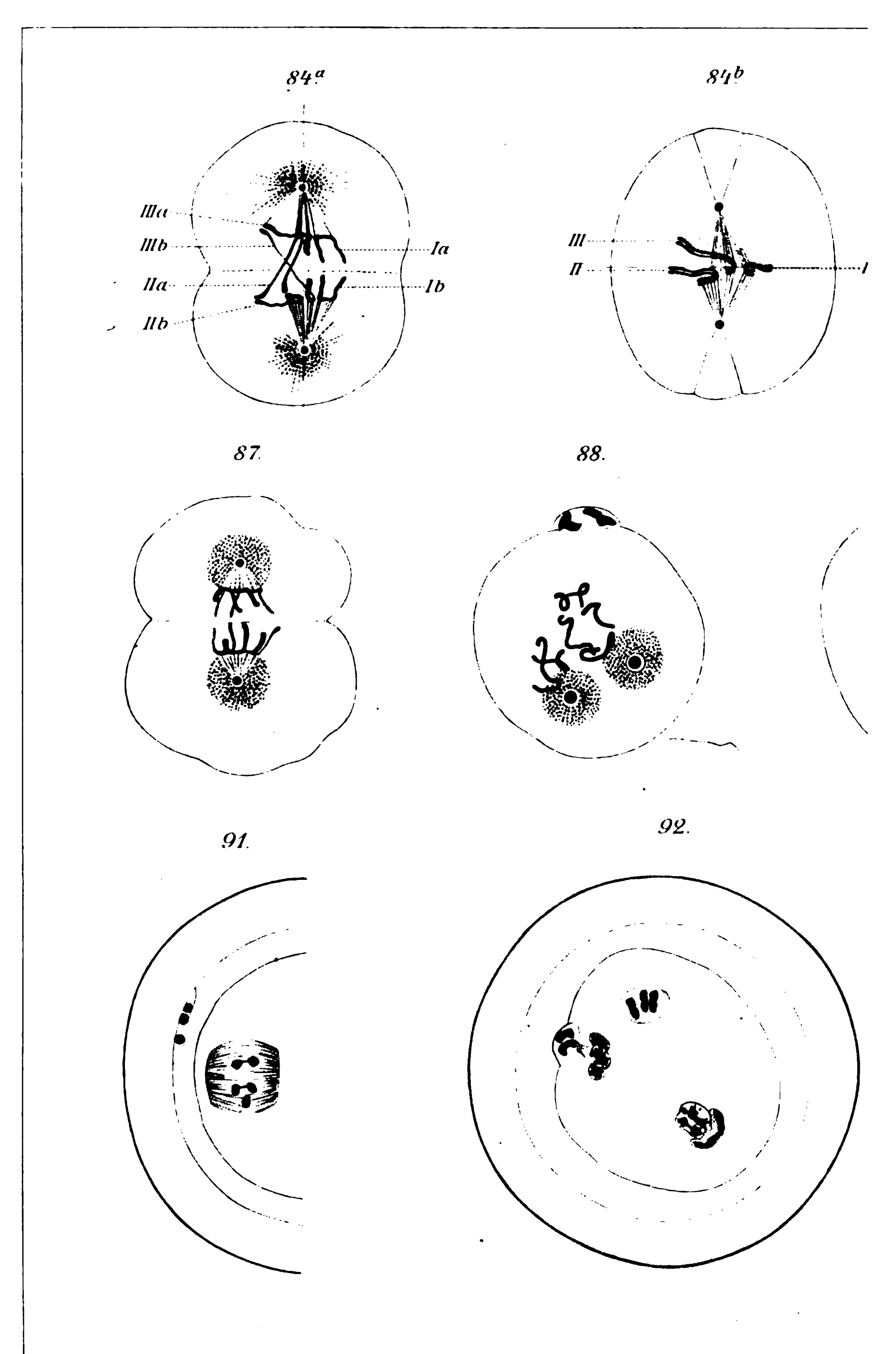


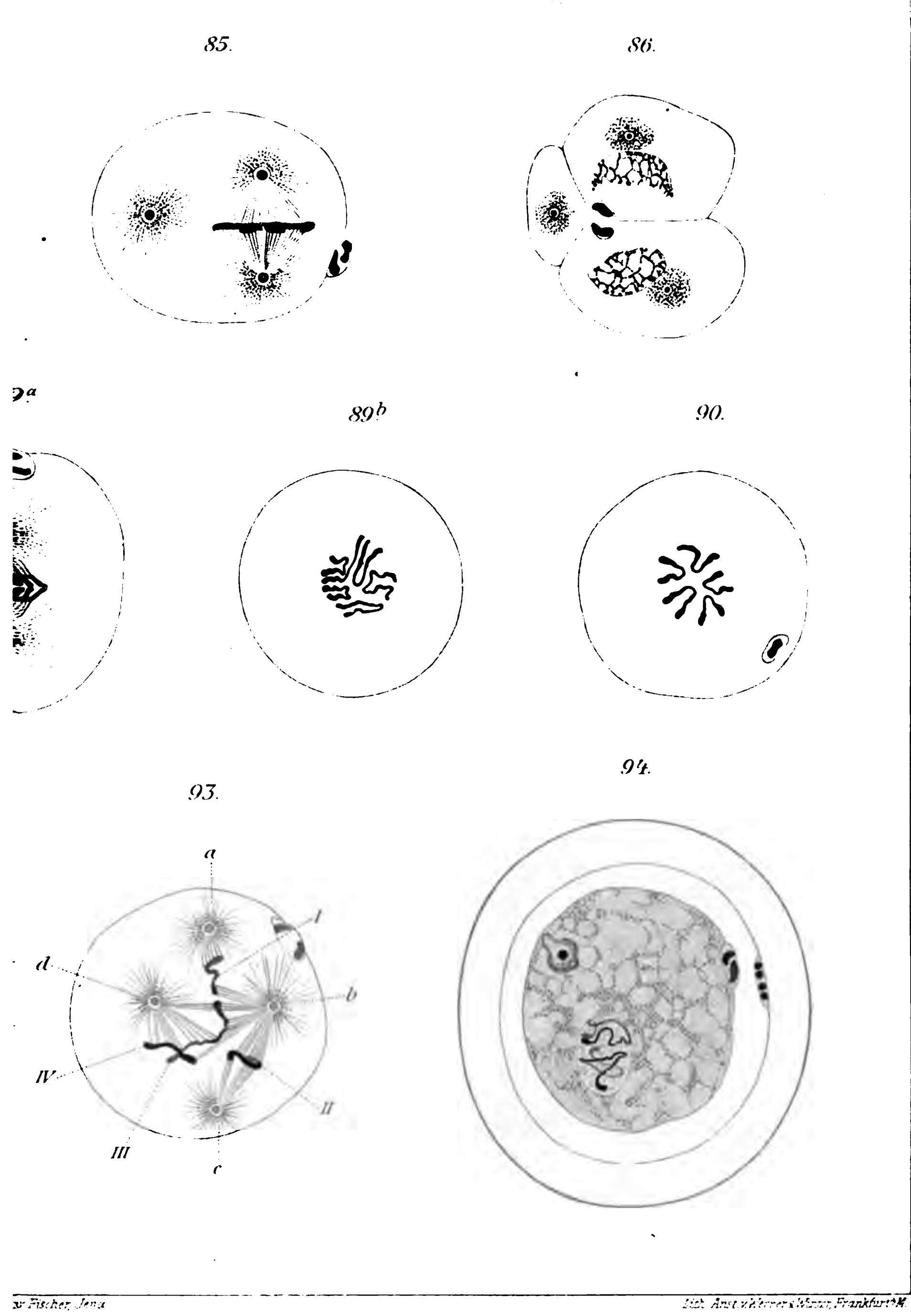
66.
68.
65.
67.
a
a
a
b
b
74.
75.
76.
79.
80a
80b
Verlag v.



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ⁰M.




84a
IIIa
IIIb
IIa
IIb
Ia
Ib
84b
III
II
I
87.
88.
91.
92.
Boveri del.



v. Fischer, Jena
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Zellen-Studien

von

Dr. Theodor Boveri,
Privatdozent an der Universität München.

Heft 3.

Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung.

Mit 3 lithographischen Tafeln.

(Aus dem zoologischen Institut zu München.)

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1890.

Inhaltsübersicht.

Die wichtige Frage, in welchem Verhältnisse Vater und Mutter zu der in der ersten Embryonalzelle vereinigten Menge von chromatischer Kernsubstanz beitragen, und in welche Beziehung die Chromatinteile beider Eltern hier zu einander treten, ist bekanntlich durch E. VAN BENEDEN (3) für das Ei von Ascaris megalocephala gelöst worden. VAN BENEDEN konnte nachweisen, daß bei diesem parasitischen Wurm die beiden Geschlechtskerne nicht miteinander verschmelzen, sondern daß die chromatische Substanz eines jeden Kerns sich in zwei, sowohl untereinander als mit denen des anderen Kerns gleiche Schleifen kontrahiert, die nun, ohne weiter in Beziehung zu einander zu treten, in die erste Furchungsspindel eingelagert und hier so halbiert werden, daß jede der beiden primären Furchungskugeln von jedem männlichen und von jedem weiblichen Chromatinkörper die eine Hälfte erhält. Damit war für diesen speziellen Fall das Problem, noch ehe es überhaupt aufgeworfen worden war, in der denkbar einfachsten Weise gelöst.

Auf die erste Frage: Wie verhalten sich väterliche und mütterliche Kernsubstanz in ihren Mengen und sichtbaren Qualitäten zu einander? lautet die Antwort: Sie sind vollkommen gleich, nicht nur in der absoluten Substanzmenge, soweit sich dies schätzen läßt, sondern auch — was vielleicht nicht weniger wichtig ist — in der Zahl, Struktur und Form der von jedem Kern gebildeten selbständigen Teilstücke, der Chromosomen[1]). Und die zweite Frage: In welche Beziehung treten die beiden Substanzen zu

1) Ich gebrauche fortan diese von WALDEYER (42) vorgeschlagene zweckmäßige Bezeichnung.

einander? beantwortet sich damit, daß sie gänzlich voneinander isoliert bleiben, so daß wir noch von den beiden primären Furchungszellen aussagen können: es enthält jede zur einen Hälfte ausschließlich väterliche Chromosomen, zur anderen Hälfte mütterliche.

Es ist erwähnenswert, daß die hierin liegende Erkenntnis zugleich eine definitive ist, was wir von den wenigsten unserer Erfahrungen sagen können. Jedes andere gegenseitige Verhalten der beiden Substanzen, und wäre es das einfachste, z. B. paarweise Verschmelzung je eines väterlichen mit einem mütterlichen Element, hätte die weitere Frage im Gefolge: Wie geht es nun des Feineren hierbei zu? Bei dem für Ascaris megalocephala konstatierten Verhalten bleibt dagegen, für das Ei wenigstens, nichts mehr zu fragen übrig; und wenn auch zunächst die Schwierigkeit nur einfach auf die beiden Tochterzellen verlegt ist, so glaube ich es bereits sehr wahrscheinlich gemacht zu haben, daß auch hier, wo nun wirklich männliche und weibliche Elemente in e i n e m Kerngerüst vereinigt werden, doch ein jedes seine Selbständigkeit bewahrt.

Es liegt also in den bei Ascaris megalocephala festgestellten Verhältnissen etwas so Klares und Einfaches, daß man wohl zu der Vermutung berechtigt ist, es möchten dieselben in gleicher Weise auch bei allen übrigen Organismen verwirklicht sein. Ja, unsere Erfahrungen über die Vorgänge der Kernteilung scheinen mir eine solche durchgreifende Gleichartigkeit sogar unbedingt zu fordern. Denn wenn wir auf Grund vielfacher Beobachtungen annehmen müssen, daß die Zahl der Chromosomen für jede Zellenart konstant ist, und daß diese Konstanz sich durch Erbschaft erklärt, so müssen wir erwarten, daß auch das befruchtete Ei jeder Tier- und Pflanzenart eine bestimmte, durch eine konstante Zahl von Chromosomen repräsentierte Menge von Kernsubstanz enthalte, und als Folge davon, daß zur Bildung dieser Menge die beiden das befruchtete Ei zusammensetzenden Geschlechtszellen in bestimmtem Verhältnis beitragen. Und da nun das Getrenntbleiben der beiden Geschlechtskerne im Ascariden-Ei so sichtbarlich den durch die Karyokinese erreichten Zweck erkennen läßt, daß jede Tochterzelle genau den gleichen Anteil an der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz erhalten soll, so müssen wir wohl auch für alle anderen Fälle ein Gleiches voraussetzen.

Was bis jetzt über die Befruchtungsvorgänge im Tier- und Pflanzenreich ermittelt werden konnte, ist überdies einer solchen

Annahme entschieden günstig. So konnte CARNOY (20) dem Pferdespulwurm vier andere Nematoden (Spiroptera strumosa, Filaroides mustelarum, Ophiostomum mucronatum und Coronilla sp.?) an die Seite stellen, welche in dem Verhalten der Geschlechtskerne bei der Befruchtung — abgesehen von der wechselnden Zahl der Chromosomen — vollkommen mit dem erstgenannten übereinstimmen. So hat, lange vor VAN BENEDEN, MARK (35) in seinen vorzüglichen Untersuchungen am Ei von Limax campestris Erscheinungen beschrieben und gezeichnet, welche keinen Zweifel darüber lassen, daß auch hier die Chromosomen der ersten Furchungsspindel als zum einen Teil rein väterliche, zum anderen Teil rein mütterliche aus den nicht verschmelzenden Geschlechtskernen hervorgehen. Und endlich findet sich schon in den grundlegenden Abhandlungen von O. HERTWIG (28—30) und FOL (25) der Befruchtungsvorgang für einige Eier in einer Weise beschrieben, welche nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse fast mit Sicherheit darauf schließen läßt, daß auch in diesen Fällen die Kerne nicht verschmelzen, sondern daß erst die im Ei- und Spermakern getrennt gebildeten Chromosomen in der Spindel vereinigt werden. Ich werde auf diesen Punkt unten ausführlicher zurückzukommen haben.

Auch jene Fälle, für welche eine Verschmelzung der beiden Kerne zu einem einheitlichen, ruhenden, ersten Furchungskern festgestellt ist, können der Annahme einer prinzipiellen Übereinstimmung mit Ascaris megalocephala nicht hinderlich sein. Was zunächst die relativen Mengen der väterlichen und mütterlichen Chromatinsubstanz betrifft, so ist für jene Eier, in denen Ei- und Spermakern im Bläschenzustand miteinander verschmelzen, vielfach hervorgehoben worden, daß die Kerne weder in ihrer Struktur, noch in ihrer Größe zu unterscheiden seien; und gerade für einen der extremsten Fälle von Ungleichheit der beiden Kerne, wie er im Echinodermen-Ei vorliegt, hat O. HERTWIG (30) gezeigt, daß es sich hier nur um verschiedene Entwickelungszustände der Kerne handelt, und daß auch hier der Spermakern, wenn er schon in das reifende Ei eingeführt worden ist, zu einem dem Eikern völlig identischen Gebilde heranwächst.

Schließlich wäre aber auch eine verschiedene Menge väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz, wofür vielleicht die Resultate von PLATNER (36) am Ei von Arion und die von BOEHM (9) am Neunaugen-Ei sprechen könnten, nicht auffallend, wofern nur für jede Spezies ein bestimmtes Verhältnis gewahrt bliebe; ja, es

könnte, wie bereits STRASBURGER (40) hervorgehoben hat, ein verschieden großer Anteil der beiden Eltern an der Kernsubstanz des Kindes sogar zur Erklärung mancher Vererbungsthatsachen geeignet erscheinen.

In Bezug auf das gegenseitige Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins bei der Kernverschmelzung ist keine Thatsache bekannt, die der Annahme, daß auch im einheitlichen ersten Furchungskern männliche und weibliche Teile gesondert bleiben, Schwierigkeiten bereiten könnte. Im Gegenteil lassen sogar die Beobachtungen von PLATNER kaum einen Zweifel, daß im ersten Furchungskern von Arion die väterlichen und mütterlichen Chromatinteile ihre Selbständigkeit vollkommen bewahren; und wenn in allen übrigen untersuchten Fällen ein solcher Nachweis nicht zu führen war, so kann dies eine vollkommen genügende Erklärung darin finden, daß wir die männlichen und weiblichen Teile eben nur so lange auseinanderhalten können, als sie räumlich voneinander getrennt oder zeitlich im Entwickelungszustand voneinander verschieden sind, nicht aber an sich, auf Grund in ihnen selbst gelegener unterscheidender Merkmale.

Es schien mir nun, daß auch für diese letzten, einer direkten Beurteilung nicht zugänglichen Fälle ein Weg bestehe, um entweder mit viel größerer Wahrscheinlichkeit als der der Analogie eine Übereinstimmung mit dem durch Ascaris megalocephala repräsentierten Verhalten darzuthun, oder umgekehrt zu beweisen, daß sie sich diesem Schema nicht unterordnen lassen.

Durch die Vergleichung der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden Chromosomen nach Zahl und Lagerung mit denjenigen, welche den Kern gebildet haben, Untersuchungen, die zuerst von RABL (39) und dann von mir (15) angestellt worden sind, ist es gewiß sehr wahrscheinlich geworden, daß die einzelnen der Zelle bei ihrer Entstehung zugeteilten Chromosomen in dem scheinbar einheitlichen Kerngerüst doch ihre volle Selbständigkeit bewahren. Ist aber diese Hypothese richtig — und ich glaubte für dieselbe noch eine Reihe weiterer Gründe beibringen zu können — dann ist auch das Selbständigbleiben der männlichen und weiblichen Bestandteile im einheitlichen ruhenden Furchungskern nicht zu bezweifeln, es müssen, gerade so wie bei Ascaris megalocephala, die Chromosomen der ersten Furchungsspindel zum einen Teil rein männlich, zum anderen rein weiblich sein. Allein mit dieser Art der Beweisführung durfte ich mich nicht begnügen; denn es können auch in jenen Fällen, wo es zur Bildung eines ruhenden

ersten Furchungskernes kommt, Thatsachen ermittelt werden, welche, je nachdem sie sich ergeben, mit dem vorausgesetzten Verhalten verträglich sind oder nicht.

Der Eikern entsteht aus den im Ei verbleibenden Chromosomen der zweiten Richtungsspindel, deren Zahl sich feststellen läßt. Bleiben diese Elemente im Eikern und im ersten Furchungskern selbständig, dann müssen sie in der gleichen Zahl als rein mütterliche Chromosomen in der ersten Furchungsspindel wieder erscheinen, während die übrigen vom Vater stammen. Und wenn nun, wie bei Ascaris megalocephala, Vater und Mutter die gleiche Zahl von Kernelementen liefern, so müssen in der ersten Furchungsspindel doppelt so viel Elemente vorhanden sein als in der inneren Tochterplatte der zweiten Richtungsspindel. Weiterhin lassen sich, wie die Untersuchungen von Fol (25) und den Brüdern Hertwig (32) gelehrt haben, in den Echinodermeneiern und wahrscheinlich auch in anderen durch das Hervorrufen polyspermer Befruchtung selbständige Spermakerne zur Bildung karyokinetischer Figuren anregen, auf welche Weise bestimmt werden kann, wie viel Kernelemente der Spermakern für sich allein liefert. Und diese Zahl muß, wenn unsere Voraussetzungen richtig sein sollen, zu der Chromosomenzahl der zweiten Richtungsspindel addiert, die Zahl der Elemente in der ersten Furchungsspindel ergeben. Für jene Fälle endlich, wo eine solche selbständige Entwickelung des Spermakerns nicht zu erzielen ist, konnte vielleicht mit gleichem Erfolg das Studium der Spermatogenese herangezogen werden, indem die Elementzahl in den letzten Teilungen der Spermatocyten mit der Chromosomenzahl des Spermakerns gleich sein oder wenigstens in einem einfachen Verhältnis stehen müßte.

Auf diese Weise schien mir die Frage, sei es mit dem einen, sei es mit dem andern Resultat gelöst werden zu können, und unter diesen Gesichtspunkten beschloß ich, bei einem Aufenthalt am Meer die Arbeit zu unternehmen.

Bei der Wahl der Objekte war vor allem die Jahreszeit maßgebend, sodann der Wunsch, Repräsentanten möglichst verschiedener Typen zu studieren, endlich die Beschränkung auf Eier, welche alle in Betracht kommenden Verhältnisse in toto überblicken lassen.

Nachdem ich an Echinodermeneiern als den für experimentelle Beeinflussung günstigsten in der oben bezeichneten Weise meine Untersuchungen begonnen hatte, und zwar durchaus mit dem erwarteten Erfolg, zeigte sich beim Studium anderer Eier

(Pterotrachea, Sagitta), daß hier der eingeschlagene Weg ganz überflüssig sei, indem sich diese Eier genau so wie das von Ascaris megalocephala verhalten, was ich allerdings schon nach den Beschreibungen von O. Hertwig und Fol halb und halb erwartet hatte. Nachdem ein gleiches Verhalten auch für Carinaria, Phyllirhoë und Cionia sich ergeben hatte, bot sich mir in dem Ei der Meduse Tiara ein Objekt dar, wo bei Verschmelzung eines homogenen Spermakerns mit einem ruhenden Eikern doch ein Selbständigbleiben der in gleicher Zahl vorhandenen väterlichen und mütterlichen Chromosomen nachgewiesen werden konnte. Und als ich nun von diesem wichtigen Fall wieder zu den Echinodermeneiern zurückkehrte, da ließ sich für diese, wenn auch nur unter gewissen Umständen, direkt ein gleiches Verhalten feststellen.

Sonach konnte auf die Ausführung der Hypothese von der Individualität der Chromosomen verzichtet werden, indem jetzt umgekehrt die gefundenen Verhältnisse mit als starke Stütze für jene Hypothese verwendet werden können.

Was die Untersuchungsmethode anbelangt, so habe ich die Echinodermeneier zum Teil in Pikrinessigsäure gehärtet und mit Boraxkarmin gefärbt, im übrigen habe ich fast ausschließlich mit dem Schneider'schen Essigkarmin gearbeitet. Diese Konservierungs- und Färbungsflüssigkeit hat mir für das Studium der chromatischen Substanz vorzügliche Dienste geleistet. Ich will zwar nicht in Abrede stellen, daß man vielleicht mit anderen Methoden ein Gleiches erreichen könnte, überdies mit besserer Erhaltung der übrigen Zellstrukturen; allein bei einem kurzen Aufenthalt am Meer, wo man sich mit oft langwierigen Versuchen nicht aufhalten kann und überdies zu befürchten ist, daß man ein Objekt nicht noch einmal bekommt, ist das Schneider'sche Karmin, das zur Darstellung der Chromosomen überall mit dem gleichen vorzüglichen Erfolg gebraucht werden kann, ein unersetzliches Mittel.

Ich habe dasselbe in der Weise angewendet, daß ich, nachdem die unter dem Mikroskop in ihrer Entwickelung verfolgten lebenden Eier das gewünschte Stadium erreicht hatten, das Essigkarmin an den Rand des Deckglases setzte und auf der anderen Seite mit Fließpapier absaugte, bis das Ei ringsum von der konzentrierten Farbstofflösung umspült war. Je nach der Größe der

Eier ließ ich den Farbstoff kürzere oder längere Zeit (5 bis 30 Minuten) einwirken (ein mehr als genügendes Verweilen der Eier in der Farbe schadet nicht) und saugte dann in der gleichen Weise Eisessig durch, bis dieser klar erschien. Der Eisessig entfärbt alle Teile mit Ausnahme der Chromosomen sehr rasch, ohne diese selbst Stunden lang merklich anzugreifen. Außerdem verursacht er eine sehr wünschenswerte Durchsichtigkeit selbst beträchtlicher Protoplasmamassen und verleiht den Chromosomen, abgesehen von der Färbung, eine solche Schärfe, wie nach meinen Erfahrungen kein anderes Mittel.

Durch Hinzufügen von Glycerin vermochte ich die Eier einige Tage zu erhalten; dann wurden dieselben rasch blauschwarz und in kurzer Zeit völlig undurchsichtig. Nur ein einziges Präparat konnte ich länger erhalten; dasselbe ist auch jetzt, nach fast einem Jahr, noch brauchbar. Es rührt dies, wie ich ziemlich sicher annehmen zu dürfen glaube, daher, daß in diesem Fall durch lange fortgesetztes Auswaschen mit Eisessig jede Spur des Karmins fortgeschafft war. Ich glaube nach diesem Fall, daß, wenn man mit dem Ausziehen sehr sorgfältig verfährt, vielleicht vor dem Glycerinzusatz noch mit destilliertem Wasser auswäscht, daß man dann Präparate erhalten kann, welche die Verhältnisse der chromatischen Substanz dauernd gut erkennen lassen.

Alle anderen Strukturen freilich gehen sehr rasch zu Grunde, und deshalb vermochte ich leider über die achromatischen Bestandteile der Teilungsfiguren nur wenig zu ermitteln, obgleich mir dies sehr interessant gewesen wäre. Das Wenige soll hier mitgeteilt werden.

Bezüglich der Untersuchungsmethode habe ich noch anzuführen, daß es, um genaue Zählungen der Chromosomen auszuführen, häufig unerläßlich ist, die Eier zu pressen, wodurch die Elemente auseinandergetrieben werden. Ich bemerke dies auch deswegen, weil meine Zeichnungen zwar insofern genau sind, als jedes Chromosoma mit dem Prisma gezeichnet ist, weil sie aber, eben infolge der Pressung, hinsichtlich der Größe der Kerne, der gegenseitigen Lage der Elemente und deren Biegungen nicht alle als dem lebenden Zustand genau entsprechend angesehen werden dürfen.

Die im Folgenden beschriebenen Untersuchungen sind sämtlich in der zoologischen Station zu Neapel angestellt worden. Wie sehr dieselben durch die vorzügliche Organisation dieses In-

stituts und durch das freundliche Entgegenkommen seines Leiters und seiner Beamten gefördert worden sind, sei hier dankend hervorgehoben.

A. Eigene Untersuchungen [1]).

I. Pterotrachea mutica, Carinaria mediterranea, Phyllirhoë bucephalum.

Die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge von Pterotrachea und Phyllirhoë hat bereits O. Hertwig (30) untersucht, die von Pterotrachea auch Fol (25). Der Verlauf ist bei den drei genannten Mollusken so gleichartig, daß dieselben gemeinsam abgehandelt werden können. Die Befruchtung ist bekanntlich eine innere, die Eier werden in Gallertschnüren abgesetzt und beginnen alsbald nach der Ablage zwei Richtungskörper zu bilden.

a) Das Keimbläschen.

Ich habe dasselbe nur an den Eiern von Pterotrachea untersucht, und zwar nur an abgelegten Eiern, wo dasselbe noch eine kurze Zeit lang als großes rundes Bläschen zu erkennen ist. Dasselbe enthält um diese Zeit 16 sehr kleine und kurze Chromosomen, welche in dieser Zahl mehrfach sicher bestimmt werden konnten (Fig. 1). Diese Körperchen hat Fol bereits gesehen (pag. 45), giebt jedoch an, daß sie in manchen Fällen vollständig fehlen, was ohne Zweifel irrtümlich ist. Fol spricht als Vermutung aus, die Körnchen könnten aus dem vorher vorhandenen Keimfleck gebildet sein. Ich selbst vermag nichts Bestimmteres auszusagen.

b) Die Bildung des ersten Richtungskörpers.

Den Aufbau der ersten Richtungsspindel, der von Fol sehr eingehend beschrieben worden ist, habe ich nicht genauer verfolgt. Mit Sicherheit konnte ich feststellen, daß die Pole der Spindel mit ihrer Strahlung außerhalb des noch intakten Keimbläschens auftreten, auch daß sie hier nicht opponiert liegen, sondern einseitig, wie dies schon Fol in Fig. 17 (Pl. VII) ganz richtig dargestellt hat. Über die Angabe von Fol, daß die Spindelfasern aus dem intranucleären Gerüstwerk entstehen, fehlt mir ein Urteil.

In der völlig ausgebildeten Spindel finden wir die 16 Chromo-

1) Die Litteratur, soweit sie sich auf die von mir studierten Objekte bezieht, ist schon in diesem Abschnitt berücksichtigt.

somen des Keimbläschens zur Äquatorialplatte angeordnet. Daß es wirklich die nämlichen Gebilde sind, die wir dort gefunden haben, darüber kann nach der Übereinstimmung in der Zahl und Größe dieser Körperchen, nach dem Umstand, daß dieselben hier und dort die einzigen chromatischen Teile sind, und endlich nach den vermittelnden Bildern, die ich von der Spindelbildung gesehen habe, kein Zweifel bestehen. Wenn FOL diese Identität für unwahrscheinlich hält (pag. 45) oder ganz leugnet (p. 184), so hat dies seinen Grund in den unvollkommenen Untersuchungsmethoden der damaligen Zeit. Überdies sind, wie FOL schon beklagt (pag. 39), die Eier der Heteropoden sehr schwer zu konservieren; mir selbst ist es mit keinem anderen Mittel als dem SCHNEIDER'schen Karmin gelungen, die chromatischen Elemente gut zur Anschauung zu bringen.

Die Chromosomen der ersten Richtungsspindel sind nicht, wie O. HERTWIG und FOL beschreiben, Körner, sondern kurze Fädchen (Fig. 2), die mehr oder weniger stark winkelig gebogen sind. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die Schleifenwinkel der Spindelachse, die Enden der Peripherie zugekehrt sind. Die Äquatorialplatte ist annähernd kreisförmig, die meisten Chromosomen liegen in einem peripheren Kranz, stets finden sich aber auch einige im Innern. Die Chromosomen erleiden eine Längsspaltung, die nur bei der Profilbetrachtung der Spindel deutlich hervortritt.

Fig. 3 giebt ein sehr schönes Bild der Metakinese in der ersten Richtungsspindel von Pterotrachea. Die Figur ist ziemlich stark gepreßt und läßt die sämtlichen vorhandenen Chromosomen — 16 Paare — erkennen. Das Bild zeigt, wenn man von der Kleinheit der Chromosomen im Vergleich zur achromatischen Figur absieht, eine große Übereinstimmung mit der Metakinese der Epidermiszellen von Salamandra. Besondere Erwähnung verdient, daß an jedes Tochterelement eine Spindelfaser sich anheftet, und zwar an denjenigen Punkt, welcher dem Pol am nächsten steht. Zeigt sich hierin also ein in der letzten Zeit mehrfach, besonders bei Ascaris megalocephala konstatiertes Verhalten, so ist doch gerade dem letztgenannten Objekt gegenüber insofern ein Unterschied bemerkbar, als bei Ascaris jedes Tochterchromosoma in ganzer Länge von Spindelfasern besetzt ist, während bei Pterotrachea an jedes Tochterelement nur ein einziges Fädchen herantritt, und zwar so, daß an jedem Paar von Schwesterchromosomen die Anheftungsstellen symmetrische Punkte einnehmen.

In diesem Unterschied ist es offenbar begründet, daß die Ge-

staltung der Tochtergruppen in den beiden betrachteten Fällen eine verschiedene ist: daß bei Ascaris die Tochterschleifen entweder in ganzer Länge oder doch wenigstens zum größeren Teil zu einer auf der Spindelachse senkrechten, nahezu ebenen Fläche angeordnet sind, wogegen bei Pterotrachea nur ein Punkt jeder Schleife dieser Fläche angehört. In beiden Fällen gehen demnach bei dem Auseinanderweichen der Chromatingruppen die direkt von Spindelfasern ergriffenen Teile der Schleifen voraus, die anderen werden nachgezogen. Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß FOL trotz seiner mangelhaften Einsicht in die Konstitution der Teilungsfigur doch schon die Verbindung zwischen den Spindelfasern und den chromatischen Elementen erkannt hat. Auf einem gewissen Stadium der Spindelentstehung sah er die im Innern des Keimbläschens verlaufenden Strahlen der beiden Radiensysteme häufig mit knopfartigen Anschwellungen endigen (pag. 184), was einen Zustand bezeichnet, in welchem ein Chromosoma erst mit dem einen Pol in Verbindung getreten ist. Es ist ja überhaupt hervorzuheben, daß die ersten Autoren, welche sich mit karyokinetischen Vorgängen beschäftigten (BÜTSCHLI, O. HERTWIG, FOL u. a.), an ihren Objekten den in Rede stehenden Zusammenhang vielfach beschrieben und gezeichnet haben; galten ja doch die „BÜTSCHLIschen Körner“ geradezu als Anschwellungen der Spindelfasern. Freilich stehen wir diesem Verhalten jetzt mit anderen Augen gegenüber.

Interessant waren mir die Chromosomen in der ersten Richtungsspindel von Carinaria, die, was auch für Phyllirhoë gilt, gleichfalls in der Zahl 16 vorhanden sind [1]). Es zeigte sich nämlich, daß bei Carinaria, genau wie bei Ascaris megalocephala, die Chromosomen der ersten Spindel vierteilig sind, indem, wie ich es dort nachgewiesen habe (12), die noch verbundenen primären Tochterelemente auf diesem Stadium bereits eine deutliche Längsspaltung erkennen lassen. Fig. 13 zeigt eine Äquatorialplatte bei schräger Ansicht in einem Moment, wo die primären Schwesterelemente, deren jedes aus 2 scharf geschiedenen parallelen Fädchen besteht, gerade begonnen haben, sich voneinander zu entfernen. Dieses Bild kann als ein Beweis für die vorzügliche Schärfe gelten, mit welcher die Essigkarminmethode derartige feine Strukturen selbst an so äußerst kleinen Chromatinkörpern zur Anschauung bringt.

1) O. HERTWIG bildet in Fig. 6 (Taf. XI) die erste Richtungsspindel von Phyllirhoë bei polarer Ansicht ab. In dieser Figur sind ganz deutlich 16 Chromosomen gezeichnet.

Fig. 7, gleichfalls von Carinaria, zeigt den ersten Richtungskörper bereits ausgestoßen. Man erkennt in demselben eine Gruppe längsgespaltener Chromosomen, eine entsprechende im Ei. Fig. 6 repräsentiert ein gleiches Stadium, in der Richtung der Teilungsachse gesehen: links (a) die Chromosomengruppe des Eies mit dem darunter gelegenen Strahlensystem, rechts (b) den Richtungskörper. Hier wie dort lassen sich 16 längsgespaltene Chromosomen zählen.

c) Die Bildung des zweiten Richtungskörpers.

Die nach Abtrennung des ersten Richtungskörpers im Ei verbleibenden Tochterelemente werden direkt zu den Mutterelementen der zweiten Spindel. Die Zahl der hier vorhandenen Chromosomen beträgt also gleichfalls 16. Diese erleiden nun, genau wie die der ersten Spindel, eine Längsspaltung, die bei Carinaria schon in der Äquatorialplatte der ersten Spindel vorbereitet war (Fig. 13), während sie bei Pterotrachea und Phyllirhoë nach meinen Erfahrungen erst später hervortritt, bei Phyllirhoë sogar erst nach völliger Ausbildung der zweiten Spindel.

Fig. 4 zeigt eine fertig gebildete zweite Richtungsspindel von Pterotrachea nahezu im Profil, Fig. 5 die Chromosomen einer solchen vom Pol. Dieselben sind sehr kurz und zum größten Teil stabförmig. Die Metakinese stimmt mit der für die erste Spindel beschriebenen vollkommen überein, nur daß alles bedeutend kleiner ist. 16 Tochterelemente werden im zweiten Richtungskörper ausgestoßen, 16 bleiben im Ei, um den Eikern zu bilden. Die Zellteilung, welche zur Entstehung des reifen Eies und des zweiten Richtungskörpers führt, ist also, wie die vorhergehende, eine typische karyokinetische Teilung.

Ein paar Worte mögen noch der achromatischen Figur gewidmet sein. Fol (25, pag. 185) stellt die Bildung der zweiten Richtungsspindel so dar, als wenn einfach die im Ei verbleibende Hälfte der ersten Richtungsspindel zur inneren Hälfte der zweiten würde, die äußere aber aus den Verbindungsfasern entstände, indem diese bei der Abschnürung des ersten Richtungskörpers an der Eioberfläche in einem Punkt zusammengerafft würden, der nun den äußeren Pol der Spindel repräsentiere. Nach meinen Beobachtungen ist der Vorgang ein wesentlich anderer. Die zweite Spindel entsteht vollkommen neu und ausschließlich aus dem nach innen von den Chromosomen gelegenen Strahlensystem. Die hier gelegene einfache Strahlensonne mit kugeligem, homogenem Centrum

teilt sich, nachdem sich vorher das Centrum in tangentialer Richtung in die Länge gestreckt und in zwei Centren durchgeschnürt hat. Ein frühes Stadium dieser Teilung, auf welchem das Strahlencentrum hantelförmig erscheint, ist in Fig. 7 zu erkennen, ein etwas späteres mit 2 Centren in Fig. 6a. So entstehen zwei Strahlensonnen, von denen die eine, indem sie sich von der anderen entfernt, gegen die Oberfläche des Eies emporsteigt, während welcher Wanderung sich zugleich die Verbindung mit den Chromosomen ausbildet. Die fertige Spindel steht dann, wie die erste, annähernd in einem Eiradius. Der äußere Pol berührt die Eioberfläche, und er verliert durch diese Lagerung mehr als die Hälfte der Strahlensonne, die ihn ursprünglich, gerade wie den inneren, rings gleichmäßig umgeben hat (Fig. 4).

d) Der Spermakern bis zur Abtrennung des zweiten Richtungskörpers.

FOL scheint den Spermakern erst nach der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers gesehen zu haben. An den Essigkarminpräparaten ist es leicht, ihn jederzeit mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit zu erkennen. Zur Zeit, wo das Keimbläschen noch besteht, ist der Spermakern ziemlich homogen, intensiv färbbar, sehr klein und von wechselnder Form. Allmählich quillt er auf und gewinnt dabei ein gekörneltes Aussehen: zwischen chromatischen Partieen werden unfärbbare Zwischenräume sichtbar. Zur Zeit des Bestehens der zweiten Richtungsspindel hat der Kern das Aussehen, wie es in Fig. 8 von Pterotrachea dargestellt ist. Es zeigt sich eine kleine kugelige Vakuole im Protoplasma, und in dieser ist der vorher kompakte Chromatinkörper in eine Anzahl kurzer gekrümmter Fädchen zerfallen, die mit den Tochterelementen der zweiten Richtungsspindel in Form und Größe übereinstimmen. (Fig. 8 gehört dem gleichen Ei an, wie Fig. 4, ist aber in etwas größerem Maßstab gezeichnet.) Der beschriebene Zustand ist bis zur Ablösung des zweiten Richtungskörpers sichtbar. Die Zahl der Chromosomen — denn als solche dürfen wir die einzelnen Chromatinportionen des Spermakerns auf Grund ihrer Übereinstimmung mit denen, aus welchen der Eikern entsteht, bezeichnen, ist nicht genau bestimmbar, kann aber annähernd auf 16 geschätzt werden.

Schon auf einem Stadium, wo der erste Richtungskörper noch nicht ausgestoßen ist, konnte ich am Spermakern eine Strahlung erkennen. Dieselbe ist sehr unscheinbar und leicht zu übersehen;

sucht man aber danach, so läßt sie sich an den Essigkarmin-Präparaten stets nachweisen (Fig. 8). In allen Fällen zeigt sich, daß das Centrum der Strahlung in einiger Entfernung vom Spermakern liegt, als eine kugelige Ansammlung homogener Substanz ohne scharfe Begrenzung. Sehr häufig fand ich den Abstand des Strahlencentrums vom Kern noch größer als an dem Präparat der Fig. 8.

Der Ort, an welchem der Spermakern angetroffen wird, in Bezug zu der Stelle, an welcher sich die Bildung der Richtungskörper vollzieht, ist sehr variabel. Somit darf wohl angenommen werden, daß das Spermatozoon an jeder beliebigen Stelle ins Ei einzudringen vermag.

e) Ei- und Spermakern bis zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel.

Die verschiedenen Zustände der beiden Geschlechtskerne bis zu dem sog. Ruhestadium habe ich nicht eingehend studiert. Die Essigkarmin-Methode giebt von diesen Phasen keine guten Bilder. Ein Stadium, auf welchem die 16 weiblichen Chromosomen sich zum Eikern umzubilden beginnen, ist in Fig. 9 von Pterotrachea dargestellt. Die Elemente erscheinen aufgequollen und schwammig; eine feinere Analyse ist bei der Kleinheit derselben nicht möglich. Ein ähnliches Aussehen bieten zur gleichen Zeit die männlichen Chromosomen dar, nur daß ihnen die regelmäßige Gruppierung, welche die weiblichen Elemente aus der Spindel mitbringen, fehlt.

Ganz gleichmäßig quellen nun die beiden Kerne zu ziemlich großen Bläschen auf, und während der Eikern seine Lage annähernd beibehält, rückt der Spermakern gegen ihn hin. Fol berichtet (pag. 115), daß er den Spermakern in lebenden Eiern während dieser Bewegung von einer Strahlung umgeben sah, die bei Behandlung mit Reagentien verschwinde. Ich habe um diese Zeit die Spermastrahlung weder an lebenden, noch an abgetöteten Eiern wahrgenommen, ohne damit ihr Vorhandensein in Abrede stellen zu wollen.

Die völlig ausgebildeten Geschlechtskerne liegen fast stets so, daß die Verbindungslinie ihrer Mittelpunkte in einen Eiradius fällt, und zwar in denjenigen, welcher zugleich den zweiten Richtungskörper enthält. Sie sind bald dicht aneinander geschmiegt und dann gegeneinander abgeplattet, bald durch eine Protoplasmaschicht voneinander getrennt.

Eine Verschmelzung der beiden Kernbläschen zu einer einheitlichen Vakuole habe ich bei Pterotrachea und Carinaria nie, bei Phyllirhoë nur sehr selten gesehen. Vielmehr ist bei den beiden Heteropoden das ausschließliche Verhalten und bei Phyllirhoë die Regel dies, daß sich jeder Kern selbständig für die Teilung vorbereitet; sowohl im Ei- als im Spermakern tritt eine bestimmte Zahl von Chromosomen auf, die nach Auflösung der Vakuolen gemeinsam in die erste Furchungsspindel eingelagert werden. Dieser Vorgang wird durch die Figg. 10, 11 und 14, die beiden ersteren von Pterotrachea, die letztere von Phyllirhoë, illustriert. Am genauesten konnte ich den Prozeß bei Pterotrachea verfolgen, weil hier die Kernbestandteile am größten sind. In Fig. 10 sehen wir das Chromatin eines jeden Kerns zu einer Anzahl getrennter, sehr langer und feiner Fäden kontrahiert, die größtenteils an der Kernmembran hinziehen. Die Zahl dieser Fäden läßt sich in jedem Kern mit Sicherheit auf 16 bestimmen, eine Zählung, die ich mit immer gleichem Resultat bei jeder der drei untersuchten Formen mehrfach ausgeführt habe.

In dem Spermakern der Fig. 10 ist der Verlauf der Chromosomen ein ganz regelloser, im Eikern dagegen zeigen dieselben eine bestimmte Gruppierung, vor allem in der Hinsicht, daß die Fädchen im allgemeinen ziemlich gestreckt von der gegen den zweiten Richtungskörper gekehrten Seite des Bläschens zur entgegengesetzten verlaufen. Ist ein Schleifenwinkel vorhanden, so liegt dieser stets an der dem Richtungskörper abgewandten Kernseite. Überhaupt zeigt sich an dieser Seite die dichteste Häufung von Fäden, während die entgegengesetzte in einem gewissen Bereich fast völlig frei ist. Wir finden also in diesem Kern in sehr typischer Weise das Rabl'sche Schema mit Pol- und Gegenpolseite verwirklicht, und der vorliegende Fall ist zugleich, wie nicht leicht ein anderer, geeignet, über die Bedeutung dieser Anordnung Aufschluß zu geben. Es läßt sich klar erkennen, wie dieselbe lediglich abhängig ist von der Gruppierung derjenigen Elemente, welche die beiden Kerne gebildet haben. Im entstehenden Spermakern (Fig. 8) war der Verlauf der Chromosomen ein ganz regelloser; ein Gleiches finden wir an den neu auftretenden Schleifen. Die weiblichen Elemente dagegen hatten durch die Teilungsmechanik eine bestimmte regelmäßige Lagerung erhalten (Fig. 9). Sie waren zu einer Platte vereint, die auf dem durch den zweiten Richtungskörper bestimmten Eiradius senkrecht stand; waren die Chromosomen gestreckt, so verliefen sie annähernd jenem Radius

parallel, waren sie winkelig gebogen, so lag dieser Winkel stets auf der dem Eicentrum zugekehrten Seite der Platte. Wesentlich den gleichen Verlauf halten die Chromatinfäden des zur Teilung sich vorbereitenden Eikerns ein. So typisch wie in dem Ei der Fig. 10 fand ich die Anordnung allerdings höchst selten; in vielen Fällen war sogar eine besondere Regelmäßigkeit in der Schleifengruppierung des Eikerns kaum nachzuweisen. Daraus geht jedenfalls hervor, daß das Fortbestehen einer bestimmten Orientierung der chromatischen Substanz im ruhenden Kern für die Funktionen desselben ohne jede Bedeutung ist. Zu diesem Ergebnis muß übrigens schon die Verschiedenheit führen, wie sie in Fig. 10 zwischen dem Ei- und Spermakern sichtbar ist. Die beiden Geschlechtskerne sind in allen übrigen Punkten so vollkommen gleich, sie sind einander auch, nach allen unseren Erfahrungen, in ihren Wirkungen so vollkommen gleichwertig, daß die in Rede stehende Verschiedenheit ihrer Struktur als etwas Gleichgültiges erscheinen muß.

In Fig. 14 ist ein der Fig. 10 entsprechendes Stadium von Phyllirhoë dargestellt. In den beiden Geschlechtskernen sind nur einige der vorhandenen Chromosomen eingezeichnet, da deren Verfolgung durch die in diesen Kernen in großer Zahl vorhandenen riesigen achromatischen Nukleolen sehr erschwert wird. Falls die Geschlechtskerne von Pterotrachea und Carinaria gleichfalls solche Kernkörperchen enthalten sollten (O. Hertwig beschreibt bei Pterotrachea in jedem Kern eines), so müßten sie durch die von mir gebrauchte Behandlung verschwinden; denn ich habe niemals etwas davon wahrnehmen können.

Der völligen Auflösung von Ei- und Spermakern geht eine beträchtliche Schrumpfung vorher, wie eine solche auch in anderen Zellen vorkommt und kürzlich von Kultschitzky (33) und von mir (15) für das Ei von Ascaris megalocephala beschrieben worden ist. Dieses Stadium ist nach einem Ei von Pterotrachea in Fig. 11 abgebildet. Die Chromosomen eines jeden Kerns sind infolge der Schrumpfung sehr dicht zusammengeballt, so daß eine Zählung jetzt kaum mehr ausführbar ist. Dabei haben sich die einzelnen Fädchen sehr beträchtlich verkürzt und entsprechend verdickt. Von der Kernmembran ist in Fig. 11 nichts Sicheres mehr zu sehen. Trotzdem sind die männliche und weibliche Chromatingruppe aufs schärfste voneinander gesondert, ja, es tritt deren gänzliche Unabhängigkeit voneinander gerade in diesem Stadium aufs deutlichste hervor, da, wie es scheint, selbst in jenen Fällen,

wo eine Berührung der beiden Kernbläschen stattgefunden hat, durch die Schrumpfung der Vakuolen wieder ein größerer Zwischenraum zwischen die beiden Fadenknäuel eingeschaltet wird. Erst wenn die Chromosomen unter den Einfluß der achromatischen Teilungsorgane gelangen, beginnt die Sonderung allmählich zu verschwinden.

Über die Ausbildung der achromatischen Teilungsfigur kann ich leider nur spärliche Angaben machen. Der früheste Zustand, den ich gesehen habe, zeigt bereits zwei Strahlensonnen (Fig. 10 und 14), die in der Regel so liegen, daß die Verbindungslinie ihrer Centren auf der der Kernmittelpunkte senkrecht steht. Dieses Stadium haben schon O. Hertwig und Fol vor Augen gehabt. Wenn jedoch der letztere die erwähnte, in Fig. 14 dargestellte Lagebeziehung zwischen den Strahlencentren und den Kernen als eine Regel ohne Ausnahme anspricht, so habe ich dagegen auf meine Fig. 10 hinzuweisen, welche lehrt, daß in frühen Stadien die Lagerung der beiden Sonnen eine andere sein kann.

Sowohl in Fig. 10 als auch in Fig. 11 erkennt man, daß die Strahlencentra, in denen ich scharf begrenzte Centrosomen nicht nachweisen konnte, von den Kernen vollkommen unabhängig sind.

Welche Beziehungen zwischen den beiden Centren und dem während der Eireifung nachweisbaren Sperma-Strahlungscentrum (Fig. 8) oder dem im Ei verbleibenden Polkörperchen der zweiten Richtungsspindel bestehen, vermag ich nicht anzugeben, da ich eben auf den zwischenliegenden Stadien nicht die geringste Spur einer Strahlung habe wahrnehmen können.

Immerhin könnte die Fig. 10, wo beide Centren mehr dem Spermakern genähert sind, im Sinne einer Entstehung derselben aus dem Spermacentrum verwertet werden.

Auf Stadien, wo die Kerne bereits geschrumpft sind, fand ich stets die in Fig. 11 dargestellte gesetzmäßige Lagerung der beiden Strahlensonnen zu den beiden Chromatingruppen, welche zu der tangentialen Stellung der ersten Furchungsspindel führt.

Eine Verknüpfung der Schleifen mit den ihnen zustrebenden Radien scheint in dem Ei der Fig. 11 noch nicht ausgebildet zu sein; es läßt sich wenigstens noch kein richtender Einfluß der Strahlensonnen auf die Chromosomen erkennen.

Etwas ältere Eier zeigen dann die allmähliche Einordnung der Schleifen in eine zur Verbindungslinie der beiden Pole senkrechte Platte. In Fig. 12 habe ich eine ziemlich fertige Äqua-

torialplatte einer ersten Furchungsspindel von Pterotrachea gezeichnet. Man sieht in der Richtung der Spindelachse auf die durch Quetschung ein wenig auseinander getriebenen Chromosomen. Die Zahl dieser Körperchen beträgt 32; wir können mit Bestimmtheit behaupten, daß 16 derselben rein väterlich sind, 16 mütterlich. Eine Sonderung in zwei dieser Abstammung entsprechende Gruppen besteht nicht mehr; welches also die väterlichen, welches die mütterlichen Elemente sind, läßt sich bei der vollkommenen Gleichheit derselben nicht mehr bestimmen.

Jedes Chromosoma der Fig. 12 ist bereits in zwei für die beiden Tochterzellen bestimmte Hälften gespalten; so erhält jede der beiden Furchungskugeln 16 väterliche und 16 mütterliche Elemente.

Wie ich schon in der Einleitung erwähnt habe, ließ sich das gegenseitige Verhalten von Ei- und Spermakern, wie ich es im Vorstehenden beschrieben habe, bereits aus der Darstellung O. Hertwig's und Fol's mit ziemlicher Sicherheit erschließen. So heißt es bei O. Hertwig (30, pag. 209): „Nach dem Verschwinden der Nucleoli entwickelt sich an der Berührungsfläche der konjugierten Kerne an zwei entgegengesetzten Polen je eine Strahlung im angrenzenden Protoplasma. Dann schwindet die Scheidewand der beiden Kerne, und man sieht in dem so entstandenen gemeinsamen Raum eine Anzahl feiner Fasern sich zwischen den beiden Strahlungen ausspannen.“ Fol spricht zwar (pag. 115) von einer Verschmelzung der Vorkerne, zeichnet dieselbe jedoch nicht und führt vielmehr gerade bei dieser Gelegenheit ein Bild an (Fig. 7, Pl. IX), welches zwei deutlich getrennte Kerne erkennen läßt. Auf pag. 187 heißt es: „La formation de l'amphiaster du premier fractionnement est tellement prompte, que souvent nous le voyons apparaître avant même que les pronucléus soient entièrement soudés entre eux.“ Dies entspricht vollkommen dem wahren Sachverhalt, soweit er mit den Methoden jener Zeit und von dem damaligen Standpunkt aus erkannt werden konnte.

Schließlich mag noch ein Irrtum Fol's berichtigt werden. Derselbe sagt (pag. 188) von der in Teilung begriffenen ersten Furchungsspindel: „Les contours du noyau (Pl. IX. Fig. 8. E. N.) restent longtemps visibles jusqu' au moment où les renflements intranucléaires (Tochter-Chromosomen) vont se grouper de part et d'autre dans le voisinage du centre de chaque aster.“ Was Fol

hier als Konturen des Kerns beschreibt, sind nur die äußersten Spindel- und Verbindungsfasern.

II. Sagitta bipunctata.

Auch die Eier der Sagitten sind bereits von O. HERTWIG (30) und FOL (25) auf ihre Reifungs- und Befruchtungsvorgänge untersucht worden.

FOL hat gefunden, daß die Sagitten ihre Eier stets gegen Sonnenuntergang ablegen, was für das Studium der ersten Entwickelungserscheinungen sehr ungünstig sei. Ich selbst kann diese Angabe insoweit bestätigen, als wenigstens alle Eier, an denen ich die Reifung und Befruchtung studierte, um diese Zeit entleert worden waren. Dagegen mußte ich mehrmals erfahren, daß die Ablage beträchtlich hinausgeschoben werden kann, indem ich bis nachts 11 und 12 Uhr (im März) vergeblich darauf wartete, um dann am nächsten Vormittag bereits Blastulae vorzufinden.

Ein einziges Mal konnte ich die Eiablage direkt unter dem Mikroskop beobachten. Es wurden die Eier beider Seiten ganz gleichzeitig und sehr rasch unter lebhaften Bewegungen des Tieres ausgestoßen, wobei dieselben, um die enge Austrittsöffnung zu passieren, aus ihrer kugeligen Form in eine gestreckte Wurstform übergingen, die im Wasser allmählich zur Kugelgestalt zurückkehrte.

Zur Zeit, wo die Eier entleert werden, ist das Keimbläschen verschwunden, und es zeigt sich bei Reagentienbehandlung die erste Richtungsspindel. Auch enthält bei der Ablage jedes Ei bereits ein Spermatozoon. FOL giebt an (pag. 126), daß die Befruchtung ohne Zweifel wenige Augenblicke *nach* der Ablage erfolge. Dies wird jedoch dadurch widerlegt, daß man, was FOL übersehen zu haben scheint, Spermatozoën in den *weiblichen Organen* antrifft, und daß ich von Tieren, bei denen Samenfäden hier fehlten, stets unbefruchtete Eier erhielt. Bei diesen unbefruchtet abgelegten Eiern ist nach meinen Erfahrungen eine Befruchtung überhaupt nicht mehr möglich; wenigstens habe ich solche Eier ohne Erfolg mit lebhaft beweglichen Spermatozoën zusammengebracht. Die unbefruchteten Eier zeigen nach der Ablage gleichfalls die erste Richtungsspindel, allein zur Ausstoßung von Richtungskörpern kommt es bei ihnen nicht; dieser Prozeß ist also hier, wie auch z. B. bei Ascaris, von dem Eindringen des Samenfadens abhängig.

In dieser letzteren Hinsicht ist Fol bei der von ihm untersuchten Sagitta Gegenbauri zu einem anderen Resultat gelangt. Er giebt an (pag. 126), daß hier auch bei unbefruchteten Eiern Richtungskörper gebildet werden, daß aber dieser Prozeß sich mit äußerster Langsamkeit vollzieht und daß die Eier häufig absterben, ehe er abgelaufen ist. Es scheint also in diesem Punkt bei den verschiedenen Arten der Gattung Sagitta eine gewisse Variabilität zu bestehen, die uns veranschaulicht, wie die Einleitung der Eireifung allmählich in Abhängigkeit von der Befruchtung gerät.

a) Das Keimbläschen.

Das Keimbläschen eines völlig ausgewachsenen Eies ist in Fig. 15 (Taf. II) abgebildet. Dasselbe enthält 9 selbständige Chromatinportionen von beträchtlicher Größe, in Form von dicken Fäden, die, bald gestreckt, bald gekrümmt, wie es scheint, ohne alle Regelmäßigkeit zerstreut sind. Diese Körper besitzen eine eigentümliche Struktur. Es machte mir den Eindruck, als liege einem jeden eine achromatische Substanz zu Grunde, in welcher das Chromatin netzartig mit vorwiegend queren Zügen entwickelt ist, und als wenn dieses Gerüstwerk mit freien Fortsätzen rings über die Oberfläche emporrage, wodurch rauhe Konturen entstehen. Das Bild, das übrigens in der Lithographie viel zu regelmäßig ausgefallen ist, erinnert entschieden an eine Zeichnung, die Flemming (23, pag. 134) vom Keimbläschen des Siredon-Eies giebt.

Wahrscheinlich hat O. Hertwig (30) die vorstehend beschriebenen Chromatinkörper im Auge, wenn er von den Keimbläschen einer nicht näher bezeichneten Sagitta angiebt (pag. 188), daß dieselben „an Stelle eines einfachen großen Keimflecks eine Anzahl kleiner Nucleoli besitzen, die meist der Kernmembran anliegen“. Auch Fol hebt für seine Sagitta Gegenbauri das Fehlen des Keimfleckes hervor (pag. 123), ohne jedoch jener Körperchen zu erwähnen.

b) Die Bildung der Richtungskörper.

Wie die Chromatinkörper des Keimbläschens zu den viel kleineren und homogenen Chromosomen der ersten Richtungsspindel (Fig. 16, Taf. II) werden, habe ich nicht ermitteln können. Und doch kann wohl kein Zweifel bestehen, daß es sich in beiden Fällen um die gleichen Bildungen handelt, nicht nur, weil auch die Chromosomen der Richtungsspindeln stets in der Zahl 9 vorhanden sind, sondern auch, weil sich im Keimbläschen, abgesehen

von den beschriebenen Fäden, keinerlei chromatische Bestandteile nachweisen lassen.

Die Richtungsspindeln von Sagitta waren mir dadurch sehr interessant, daß ihr achromatischer Bestandteil mit dem der Ascariden-Eier sehr große Ähnlichkeit aufweist. Fig. 18 (Taf. II) zeigt dies von der zweiten Richtungsspindel [1]). Die „Spindel“ besitzt die Form einer Tonne, die in a im Profil, in b vom Pol zu sehen ist, sie endigt nicht in Polkörperchen, sondern in breiten körnigen Platten und entbehrt jeglicher Spur von Protoplasmastrahlung. Schon O. Hertwig ist auf die eigentümliche Form und Konstitution dieser Figuren aufmerksam geworden; er sagt (pag. 189): „Wir haben hier eine modifizierte Form der Kernspindel vor uns.“ Seine Fig. 10 (Taf. X) kann ich allerdings nicht ganz mit den meinigen zusammenreimen; doch ist hervorzuheben, daß in derselben deutlich 9 Stäbchen zu sehen sind, also die gleiche Zahl, die auch ich stets konstatiert habe. Auch die Zeichnungen Fol's (Fig. 1 und 4, Pl. X) lassen erkennen, daß bei der von ihm untersuchten Art gleichfalls ganz scharf begrenzte Richtungsspindeln ohne Polstrahlung vorkommen.

Fig. 16 giebt das Bild einer ersten Richtungsspindel mit Äquatorialplatte bei polarer Ansicht. Man erkennt 9 stabförmige Chromosomen, welche mit ihrer Längsachse auf der Spindelachse senkrecht stehen und sämtlich eine deutliche Längsspaltung aufweisen. Diese Spaltung ist jedoch nicht diejenige, nach welcher die Chromosomen in der ersten Spindel halbiert werden, sondern es ist die bereits vorbereitete Längsspaltung der Tochterelemente, während die primäre Spaltungslinie nur bei Profilbetrachtung sichtbar wird. Die Chromosomen der ersten Richtungsspindel sind also vierteilig, wie bei Ascaris meg. und Carinaria. In Fig. 17 ist eine erste Richtungsspindel mit Tochterplatten bei nahezu polarer Ansicht wiedergegeben. Die 9 Tochterelemente der äußeren Platte, welche im ersten Richtungskörper ausgestoßen werden, sind durch ihren dunkleren Ton von den 9 inneren, welche im Ei zurückbleiben, unterschieden.

Die schon erwähnte Fig. 18 bietet uns in a und b zwei verschiedene Ansichten einer zweiten Richtungsspindel. Das Flächen-

---

1) Fig. 18a entspricht etwa einem Stadium, wie es in meiner Arbeit über die Reifung des Ascariden-Eies (12) in Fig. 35 (Taf. II) wiedergegeben ist, und stimmt auch insofern mit dem dort konstatierten Verhalten überein, als die innere Spindelhälfte kürzer, dichter und weniger deutlich gefasert ist als die äußere.

bild der Aquatorialplatte (b) läßt erkennen, wie die beiden Hälften eines jeden der 9 Chromosomen bald im mittleren Bereich, bald an den Enden weit auseinandergewichen sind, so daß nur an einem oder 2 Punkten noch ein zum Teil chromatischer Zusammenhang besteht. Diese eigentümlichen Formen scheinen jedoch nicht konstant zu sein. Ehe die vollständige Trennung der Schwesterfäden eintritt, werden die Elemente genau so, wie ich es für Ascaris meg. ausführlich beschrieben habe, um 90° gedreht, so daß von einem jeden das eine Tochterstäbchen dem äußeren, das andere dem inneren Pol zugekehrt wird. Schließlich werden 9 einfache Stäbchen im zweiten Richtungskörper ausgestoßen, die 9 anderen bleiben im Ei, um den Eikern zu bilden.

c) Ei- und Spermakern bis zur Entstehung der ersten Furchungsspindel.

Bis zu dem Stadium, wo die beiden Geschlechtskerne sich im Centrum des Eies aneinanderlegen, habe ich die Schicksale derselben nur an lebenden Eiern verfolgt und kann der Darstellung von O. Hertwig und Fol nichts Neues hinzufügen. O. Hertwig beschreibt und zeichnet auf einem Stadium, wo Ei- und Spermakern noch beträchtlich voneinander entfernt sind, auch am Eikern eine mächtige Strahlung. Fol dagegen hat eine solche nur am Spermakern gesehen, und ich selbst muß seine Angabe bestätigen; ich konnte am Eikern keine Spur von radiärer Anordnung des Protoplasmas wahrnehmen, obgleich dieselbe am Spermakern stets aufs schönste zu erkennen war. Ich glaube deshalb die Angabe von O. Hertwig so erklären zu müssen, daß in dem von ihm gezeichneten Fall 2 Spermatozoën eingedrungen waren, und daß sich der eine Spermakern mit seiner Strahlung bereits an den Eikern angelegt hatte.

Während Fol (pag. 200) von einer Verschmelzung der beiden Vorkerne zu einem einzigen Kern spricht, geht aus der Beschreibung, die O. Hertwig (pag. 190) von dem Verhalten der in Kontakt getretenen Geschlechtskerne giebt, hervor, daß dieselben nicht verschmelzen. Er sagt: „Dann verschwinden beide Kerne, und es bildet sich eine Doppelstrahlung aus, in welcher Essigsäure eine Spindel zum Vorschein bringt.“ Der Nachdruck ist auf das Wort „beide“ zu legen, aus welchem nach unseren jetzigen Kenntnissen ohne weiteres folgt, daß eine Vereinigung zu einem ruhenden ersten Furchungskern nicht eintritt. Denn ein

Kern verschwindet nur dann, wenn, nach Umbildung des Gerüstes zu den kompakten Chromosomen, die Vakuole aufgelöst wird.

Daß diese Interpretation richtig ist, stellen meine eigenen Beobachtungen außer Zweifel: Sagitta verhält sich wie Ascaris meg. und die im ersten Abschnitt beschriebenen Mollusken.

Noch bevor Ei- und Spermakern einander berühren, läßt sich schon am lebenden Objekt mit Sicherheit feststellen, daß in jedem Kern das chromatische Gerüst sich zu einer Anzahl glattrandiger Fäden kontrahiert. Aus der Deutlichkeit, mit der ich dies trotz des schlechten Lampenlichts erkennen konnte, kann ich schließen, daß das Ei von Sagitta für das Studium der Bildung und Bewegung der Chromosomen im lebenden Zustand ein ganz vorzügliches Objekt sein muß.

Das früheste Stadium, das ich an einem Essigkarmin-Präparat untersucht habe, ist in Fig. 19 gezeichnet. Hier läßt sich eine Zählung der Chromosomen ausführen: es sind in jedem Kern 9 noch ziemlich lange und dünne Fädchen vorhanden. In dem links gelegenen Kern sind dieselben mit einer gewissen Regelmäßigkeit gruppiert, so daß dieser wahrscheinlich als der Eikern anzusprechen ist; ich habe versäumt, dies durch Bestimmung der Lagerung der Kerne zu den Richtungskörpern sicherzustellen.

Bezüglich der n e u n Chromosomen im Spermakern habe ich einer Angabe von BOLLES LEE (10) zu gedenken, der die Spermatogenese von Sagitta bipunctata studiert hat. Dieser Forscher giebt an (pag. 115), daß die karyokinetischen Figuren in den Spermatocyten dieses Wurms a c h t chromatische Elemente enthalten, und zeichnet diese Zahl in seiner Fig. 11. Dagegen finde ich in den Spermatocyten seiner bei schwächerer Vergrößerung entworfenen Fig. 5 (gleichfalls von S. bipunctata) mehrfach aufs deutlichste n e u n Chromosomen gezeichnet, so daß ich die Vermutung zu äußern wage, es sei in den Zeichnungen mit 8 Elementen eines davon übersehen worden.

Fig. 23 zeigt die beiden Geschlechtskerne auf einem etwas späteren Stadium, wo die Chromosomen bereits ihre definitive Form angenommen haben; auch hier lassen sich in jedem Kern n e u n Fädchen zählen.

Unmittelbar vor der Auflösung der beiden Kernbläschen kommt es, wie oben bei Pterotrachea beschrieben wurde, zu einer beträchtlichen Schrumpfung derselben, wobei sich die Kerne meist wieder ein wenig voneinander entfernen. Durch diese Schrumpfung werden die 9 Elemente eines jeden Kerns sehr dicht zusammengelagert, wie es in Fig. 20 und 21 zu sehen ist.

Auf diesen Zustand folgt dann rasch die Anordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte (Fig. 22), in der man 18 Schleifen zählt. Die Sonderung in 2 Gruppen ist verschwunden; männliche und weibliche Chromosomen sind in keiner Weise voneinander zu unterscheiden.

Von den achromatischen Strukturen gaben meine Präparate nur verschwommene Bilder. Immerhin ließen dieselben 2 Punkte von Bedeutung feststellen: einmal, daß das Centrum der Spermastrahlung neben dem Spermakern liegt, sodann, daß die beiden Pole des Amphiasters aus dem Centrum der Spermastrahlung durch Teilung unter Vermittelung einer Hantelfigur hervorgehen. In der Regel erfolgt diese Teilung so, daß die Verbindungslinie der beiden Strahlencentra auf der der Kernmittelpunkte senkrecht steht (Fig. 19 und 20); doch giebt es auch, wie Fig. 21 lehrt, Ausnahmen von dieser Regel.

III. Cionia intestinalis.

Die Ergebnisse, die ich an diesem Objekt erlangt habe, sind recht unvollständig. Die Ascidien-Eier, soweit ich dieselben geprüft habe, sind infolge ihrer nicht unbeträchtlichen Größe und damit verbundenen Undurchsichtigkeit, der Kleinheit der Kerne, speziell der außerordentlichen Kleinheit und geringen Färbbarkeit der Chromosomen, endlich wegen der rings aufgelagerten Testazellen für eine Untersuchung in toto äußerst ungünstig. So gelang es mir durchaus nicht, an den Eiern von Cionia mittelst der Essigkarmin-Methode Richtungsspindeln zu Gesicht zu bekommen, obwohl ich sicherlich die nötigen Stadien vom Schwund des Keimbläschens bis zur Befruchtung vor mir gehabt habe. Ich beabsichtigte deshalb, die Vorgänge der Eireifung an Schnittpräparaten zu untersuchen, und legte zu diesem Zweck Eier in Pikrinessigsäure ein. Leider sind mir diese auf dem Transport zu Grunde gegangen.

Um diese Lücke einigermaßen auszufüllen, berichte ich hier über eine gelegentliche Beobachtung von Richtungsspindeln bei Ascidia mentula. Ich vermag nicht anzugeben, ob es sich um die erste oder zweite Spindel handelt, doch ist mir das erstere wahrscheinlicher. Bei der Betrachtung der Figur vom Pol konnte ich mehrmals mit Sicherheit neun Chromosomen zählen (Fig. 32); bei der Profilbetrachtung zeigten sich dieselben als querteilige

Stäbchen (Fig. 31). Es ist bemerkenswert, daß diese Richtungsspindeln keine Spur von Polstrahlung erkennen lassen, während ja bei der Furchung der Ascidien-Eier äußerst mächtige Strahlensysteme zur Beobachtung kommen. Es ist dies neben den Ascariden und Sagitta jetzt der dritte Fall, wo zwischen Richtungsspindeln und Furchungsspindeln dieser auffallende Unterschied nachgewiesen werden konnte, der gewiß bedeutungsvoll ist [1]), wenn wir auch andere Fälle kennen, bei denen er nicht besteht. Außerdem ist die, wie bei Sagitta, mit voller Sicherheit nachweisbare ungerade Zahl der Chromosomen von Interesse.

Was nun Cionia intestinalis selbst betrifft, so ist das früheste Stadium, welches ich gesehen habe, jenes in Fig. 24 dargestellte, wo man den Spermakern nahe unter der Eioberfläche wahrnimmt, und neben ihm eine bereits mächtige Strahlensonne. Die Radien sind um eine kugelige Ansammlung anscheinend homogener Substanz von beträchtlicher Größe gruppiert. Der Spermakern liegt nicht in diesem homogenen Centrum, sondern zwischen den Radien. Er ist aus dem kompakten Zustand des Spermatozoonkopfes in einen netzig-körnigen übergegangen, ohne seine Form wesentlich verändert zu haben. An seinem einen Ende ist er zugespitzt und kehrt diese Spitze gegen das Strahlencentrum. Bei seiner Kleinheit und geringen Färbbarkeit kann der Kern auf diesem Stadium leicht übersehen werden.

In Eiern mit dem eben geschilderten Entwickelungszustand des Spermakerns den Eikern nachzuweisen, gelang mir nicht. Ich berichte dies, ohne es im geringsten auffallend zu finden. Wenn man nämlich berücksichtigt, daß im weiteren Verlauf des Befruchtungsvorgangs Ei- und Spermakern stets genau in gleicher Größe und gleicher Entwickelungsphase angetroffen werden, so muß man, nach unseren sonstigen Erfahrungen, annehmen, daß der Eikern sich auch auf dem in Rede stehenden Stadium in Größe und Färbbarkeit kaum vom Spermakern unterscheidet; und es ist einleuchtend, daß er unter solchen Umständen in dem im Vergleich zu seiner Größe riesigen und ziemlich undurchsichtigen Eikörper, überdies ohne Anhaltspunkt für seine Lage, kaum aufgefunden werden kann. Sobald der Spermakern als helles Bläschen

1) Vergl. Boveri, Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies.

erscheint, wird auch, in ganz gleicher Gestalt, der Eikern sichtbar (Fig. 26—29). Welches der Ei-, welches der Spermakern sei, läßt sich dann nicht mehr angeben.

Es ist zweckmäßig, mit der Beschreibung der Kerne zugleich die der achromatischen Teilungsfigur zu verbinden. Von der in Fig. 24 gezeichneten oberflächlichen Lage rückt die Strahlensonne allmählich gegen das Centrum des Eies, wobei sich sowohl die centrale Ansammlung homogener Substanz vergrößert, als auch die Radien immer mehr an Ausdehnung gewinnen (Fig. 26). Mit dieser Strahlenfigur sieht man nun auf diesem Stadium 2 Kerne verbunden, welche meist da ihre Lage haben, wo die Radien aus der homogenen Centralkugel entspringen, stets aber zwischen den ersteren gelagert, niemals in dem homogenen Centrum selbst. Die Lage der beiden Kerne zu einander ist variabel; gewöhnlich fand ich dieselben an gegenüberliegenden Seiten der Strahlenkugel (Fig. 26), nicht selten aber auch an einer und derselben Seite, wo sie dann bis zur Berührung genähert sein können und unter Umständen auch miteinander verschmelzen.

Es scheint mir, daß diese Verschiedenheit in der gegenseitigen Lage der Kerne darin ihren Grund hat, daß der Spermakern gewöhnlich zwar so zu seinem Strahlensystem gelagert ist, daß er demselben bei der Wanderung von der Eiperipherie gegen das Centrum nachfolgt (Fig. 24), daß er bei dieser Bewegung aber auch seiner Strahlensonne vorausgehen kann. Nimmt man nun an, wovon ich freilich nichts gesehen habe, daß der Eikern im Centrum des Eies liege oder hier wenigstes vor der Strahlensonne anlange, so würde in der Mehrzahl der Fälle die Strahlenkugel mit ihrer dem Spermakern abgewandten Seite auf den Eikern treffen, während in jenen selteneren Fällen die beiden Kerne direkt gegeneinander geführt würden.

Betrachten wir im Folgenden zunächst das nach meinen Erfahrungen häufigere Vorkommen mit entgegengesetzter Lage der Kerne, so zeigt sich zu jener Zeit, wo die Kerne, im Ruhezustand, ihre volle Größe erreicht haben, eine Streckung der Strahlensonne, welche zu deren Teilung führt. In Fig. 27 erblicken wir den centralen homogenen Teil in Form einer mächtigen Hantel, um welche die Radien in entsprechender Weise gruppiert sind. Die beiden Kerne liegen, dem Mittelstück der Hantel dicht angeschmiegt, an entgegengesetzten Seiten derselben. Sie scheinen sich in einem frühen Knäuelstadium zu befinden. Die regelmäßige Lagerung der Kerne zu dem Strahlensystem, derart, daß die Verbindungslinie

der ersteren auf der Längsachse der Hantel senkrecht steht, ist nicht konstant.

In Fig. 28 sieht man die Hantel zu zwei ellipsoiden Hälften durchgeschnürt als Centren zweier Radiensysteme, die sich in beträchtlicher Ausdehnung berühren. Die Kerne liegen ebenso wie in Fig. 27. In einem jeden ist die chromatische Substanz zu einer Anzahl sehr kleiner Körner oder kurzer Stäbchen kontrahiert.

In dem Ei der Fig. 29 endlich sind die Kernbläschen aufgelöst, und die frei zwischen den Radien liegenden Chromosomen zeigen nur durch ihre Sonderung in 2 Gruppen noch ihren Ursprung aus zwei Kernen an.

Liegen die beiden Kerne auf einer Seite des Strahlensystems, so gelangen sie meist zu sehr inniger Berührung oder auch zu vollständiger Verschmelzung. Die letztere scheint jedoch nur dann einzutreten, wenn die Kerne vor der Erreichung des vollen Ruhestadiums miteinander in Berührung kommen. In Fig. 25 sind zwei in Kontakt getretene Geschlechtskerne gezeichnet, in denen bereits fadenförmige Chromosomen von großer Zartheit erkennbar sind; ein späteres Stadium mit kurzen stabförmigen Chromosomen zeigt Fig. 30.

Was die Zahl dieser Körperchen anbelangt, so kann ich sichere Angaben hierüber nicht machen. Die Elemente sind so klein und so schwer zu färben, daß die Zählung auf sehr große Schwierigkeiten stößt. In einigen recht günstigen Fällen konnte ich in jedem Kern mit ziemlicher Bestimmtheit 9 Chromosomen zählen; dementsprechend ergab mir eine Zählung der Elemente einer Tochterplatte der ersten Furchungsspindel die Zahl 18. Ich bemerke ausdrücklich, daß diese Angaben auf Genauigkeit keinen Anspruch machen können, möchte jedoch der Überzeugung Ausdruck geben, daß, falls die Zahl der Chromosomen auch eine andere sein sollte, doch wenigstens in beiden Kernen die gleiche Zahl von Elementen vorhanden sei. Die stets vollkommen gleiche Größe der beiden Kerne, ihr völlig gleiches Verhalten gegenüber Farbstoffen in allen Stadien, die Zählungen, welche eine wenigstens annähernd gleiche Zahl von Chromosomen sicher feststellen lassen, diese Momente machen es gewiß nahezu unzweifelhaft, daß das in anderen Eiern nachgewiesene Zahlengesetz für Cionia gleichfalls Geltung hat.

IV. Tiara sp.?

Von dieser Meduse — die Spezies konnte nicht bestimmt werden und ist vielleicht neu — standen mir nur ein einziges Mal

etwa 30 Eier zur Verfügung. Gleichwohl gelang es mir, die Hauptpunkte, auf die es mir in dieser Arbeit ankommt, klarzustellen.

a) Die Bildung der Richtungskörper.

Die jüngsten Eier, welche ich abgetötet habe, zeigten die erste Richtungsspindel mit fast vollkommen ausgebildeter Äquatorialplatte. Die Chromosomen besitzen die Form von nahezu kubischen Körnern mit abgerundeten Ecken und Kanten und lassen die bereits bei Würmern und Mollusken konstatierte, für die erste Richtungsspindel so charakteristische Vierteiligkeit erkennen. Wie dort tritt diese Zusammensetzung eines jeden Chromosomas aus vier parallelen Stäbchen jedoch nur bei Profilbetrachtung hervor (Fig. 34), während bei polarer Ansicht (Fig. 33) nur eine Zweiteilung sichtbar ist. Wie es in der letztgenannten Figur gezeichnet ist, so fand ich die Chromosomen stets in einer annähernd kreisförmigen Kurve in einfacher Reihe gruppiert; sie bilden einen Ring, welcher die achromatische Spindel in der Äquatorialebene umgreift. Ihre Zahl konnte ich in 3 Eiern mit Sicherheit auf vierzehn bestimmen.

Die Teilung der Chromosomen und die Bildung des ersten Richtungskörpers vollzieht sich in der bekannten Weise. Die zweite Richtungsspindel stimmt vollkommen mit der ersten überein, nur daß sie anstatt der 14 vierteiligen Chromosomen die gleiche Zahl zweiteiliger enthält, von denen je die eine Hälfte im Ei zurückbleibt, um den Eikern zu bilden.

b) Ei- und Spermakern, der erste Furchungskern und dessen Teilung.

In allen Eiern, welche ich während der Richtungskörperbildung abtötete, war ein Spermakern nicht nachzuweisen; ich fand denselben zuerst in Eiern mit vollkommen ausgebildetem, ruhendem Eikern als eine homogene oder schwach körnige, intensiv färbbare Kugel, die von einem schmalen hellen Hof umgeben ist. Eine Spermastrahlung konnte ich nicht erkennen. In dem beschriebenen Zustand nähert sich der Spermakern dem Eikern und verschmilzt mit diesem, indem der helle Hof des Spermakerns mit der Vakuole des Eikerns zusammenfließt. So werden jetzt das weibliche Chromatingerüst und die männliche Chromatinkugel von einem gemeinsamen Kernbläschen umschlossen (Fig. 35).

Während die Kugel allmählich aufquillt und dabei immer deutlicher ein körniges Gefüge zu gewinnen scheint, beginnt die

Kontraktion des chromatischen Gerüsts des Eikerns zu den einzelnen Chromosomen. So sehen wir in Fig. 36 bereits vierzehn fadenförmige Elemente gebildet, die ausschließlich aus der mütterlichen Kernsubstanz hervorgegangen sind; denn die Chromatinkugel des Spermatozoons ist noch völlig intakt. Auf etwas späteren Stadien, die hinsichtlich der weiblichen Chromosomen kaum einen Fortschritt wahrnehmen lassen (Fig. 37), finden wir die Spermakugel noch stärker aufgequollen, und nun zeigt sich, daß dieselbe aus einem Gewirr dicht zusammengeknäuelter Chromatinfäden besteht, die bei der ursprünglich noch engeren Aneinanderlagerung den oben erwähnten Eindruck einer körnigen Struktur hervorriefen. Es läßt sich nicht entscheiden, ob auf dem Stadium der Fig. 37 ein einziger Faden oder mehrere, den weiblichen Chromosomen entsprechende Segmente vorhanden sind; dagegen stimmt die Dicke der erkennbaren Fadenabschnitte mit der der weiblichen Elemente, deren Zahl auch in diesem Kern vierzehn beträgt, überein.

In der Folge wird der männliche Chromatinfadenknäuel immer lockerer und undeutlicher. Es rührt dies daher, daß sich successive einzelne Fäden von demselben loslösen, die nun von den weiblichen nicht mehr unterschieden werden können. Ein solches Bild ist in Fig. 38 gezeichnet, wo nur noch eine aus wenigen Fädchen zusammengesetzte dichtere Partie sich als letzter Rest der männlichen Chromatinkugel zu erkennen giebt, während im übrigen etwa zwanzig gleichartige Chromosomen in der Vakuole gezählt werden können.

Hier haben wir also einen Fall wirklicher Kernverschmelzung vor uns, und zwar den durch O. Hertwig's denkwürdige Untersuchungen zuerst bekannt gewordenen, wo ein großer bläschenförmiger Eikern sich mit einem kleinen kompakten Spermakern verbindet. Allein obgleich hier die väterliche und mütterliche Chromatinsubstanz in einem gemeinschaftlichen Kernbläschen vereinigt sind, läßt sich doch mit Sicherheit feststellen, daß eine Vermischung zwischen beiden nicht eintritt, sondern daß von den sich bildenden, für die erste Furchungsspindel bestimmten Chromosomen die einen rein männlich sind, die anderen rein weiblich, gerade wie in jenen Fällen, wo eine Vereinigung der beiden Kernbläschen überhaupt nicht zustande kommt.

Die Möglichkeit, diesen Nachweis zu führen, beruht darauf, daß die männlichen Elemente durch ihre Zusammenballung zu einem kugeligen Knäuel so lange als solche kenntlich sind, bis sich

das weibliche Kerngerüst zu den fadenförmigen Chromosomen kontrahiert hat, bis zu einem Zeitpunkt also, wo eine Vermischung der Kernsubstanzen nicht mehr möglich ist oder wenigstens, wenn dieselbe doch eintreten sollte, der Beobachtung nicht entgehen könnte.

Wie viele Chromosomen aus dem Spermakern hervorgehen, konnte ich direkt nicht bestimmen; auch in dem spätesten Stadium des ersten Furchungskerns, welches ich gesehen habe, war ein Rest dicht zusammengelagerter Fäden vorhanden, deren Zahl nicht ermittelt werden konnte. Auch in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel war mir eine Zahlenbestimmung nicht möglich. Die Chromosomen, kurz fadenförmig oder stäbchenförmig, vereitelten durch ihre dichte Häufung jeden Versuch, eine Zählung auch nur mit annähernder Richtigkeit vorzunehmen. Möglich auch, daß in den wenigen Eiern, die ich von diesem Stadium abgetötet habe, nicht der Moment der fertigen Äquatorialplatte getroffen war, welcher die Schleifen stets am günstigsten gelagert zeigt. Besser glückte es mir mit der Zählung der Tochterchromosomen. In Fig. 39 a, b sind zwei zusammengehörige Tochterplatten, die einen bereits beträchtlichen Abstand voneinander erreicht hatten, bei polarer Ansicht gezeichnet. Die Chromosomen erscheinen bei dieser Betrachtung als einfache oder doppelte Körner, besitzen aber die Form kurzer Fädchen, von denen entweder der eine Endpunkt oder ein mittlerer Punkt dem Pol zugekehrt ist, während der übrige Teil als einfacher oder doppelter Strang gegen den Äquator gerichtet ist.

Um die Zählung auszuführen, verfuhr ich hier wie auch sonst in schwierigen Fällen so, daß ich die Chromosomen mit dem Prisma zeichnete und mich, wo ein Zweifel bestehen konnte, ob eine Portion als ein oder zwei Elemente zu rechnen sei, sofort darüber schlüssig machte, wie ich es halten wollte. Dann erst, nachdem alle Stücke gezeichnet waren, nahm ich an der Zeichnung die Zählung vor. So ergab sich in dem vorliegenden, verhältnismäßig klaren Fall für die eine Platte die Zahl 28, für die andere die Zahl 29, von denen wohl die erstere die richtige ist. Da von den Chromosomen einer jeden Tochterplatte 14 mit Bestimmtheit als weiblich angesprochen werden dürfen, so müssen die 14 übrigen dem Spermakern entstammen; es liefern also auch hier Vater und Mutter die gleiche Zahl von Chromosomen.

V. Echinus microtuberculatus.

Von den Seeigeleiern, welche ihrer vielen günstigen Eigenschaften wegen seit O. Hertwig ein besonders bevorzugtes Objekt für das Studium der Befruchtungserscheinungen gewesen sind, benutzte ich für meine Untersuchungen die des Echinus microtuberculatus, da diese Art unter den drei im Golf von Neapel gewöhnlichen durch die geringste Zahl von Kernelementen ausgezeichnet ist, ein Umstand, der bei der Schwierigkeit, diese bei den Echinodermen sehr kleinen, in einen dichten, sich stark färbenden Protoplasmakörper eingelagerten Körperchen zu zählen, sehr ins Gewicht fällt.

Die Leichtigkeit, mit der man sich die Geschlechtsprodukte der Seeigel in unbegrenzten Mengen verschaffen kann, und die Möglichkeit, mit denselben zu experimentieren, bringen es mit sich, daß ich denselben eine besondere Aufmerksamkeit widmete und dadurch in den Stand gesetzt wurde, gerade an diesen für das Studium des Chromatins ziemlich ungünstigen Eiern das Verhalten dieser Substanz bei der Befruchtung auf verschiedenen Wegen zu erforschen.

Zunächst beschäftigte ich mich mit der Zählung der Chromosomen in den normalen karyokinetischen Figuren, also in den Richtungsspindeln und in der ersten Furchungsspindel.

Unter den Eiern, welche beim Anschneiden der Ovarien ausfließen, finden sich stets in größerer oder geringerer Zahl solche mit noch intaktem Keimbläschen und andere, die in der Bildung der Richtungskörper begriffen sind.

Mit dem Bau, welchen das Keimbläschen in den verschiedenen Stadien seines Bestehens aufweist, habe ich mich nicht näher beschäftigt; ich achtete speziell nur auf solche Fälle, wo bereits die für die erste Richtungsspindel bestimmten selbständigen Chromatinkörper gebildet sind. Ein solches Stadium ist in Fig. 40 gezeichnet. Die Membran des Keimbläschens enthält außer einem dichten körnigen Gerüst und einem großen achromatischen Nucleolus neun selbständige chromatische Körner, von denen drei dem Nucleolus anliegen, während die übrigen sechs anscheinend regellos zerstreut sind.

Diesen neun Chromosomen begegnen wir auf späteren Stadien in der ersten Richtungsspindel, wie Fig. 41 lehrt, welche eine in Bildung begriffene erste Spindel, in der Richtung der Achse ge-

sehen, darstellt. Die Chromosomen erscheinen, wie im Keimbläschen, als längliche Körner oder kurze Stäbchen, die, wie ich nach einigen Bildern annehmen muß, eine quere Teilung erleiden. Neun Tochterelemente werden im ersten Richtungskörper abgetrennt, die neun anderen treten in die zweite Spindel ein. Dieser Moment ist in dem Präparat der Fig. 42 fixiert. Es verdient hervorgehoben zu werden, daß man auch hier, wie bei Pterotrachea (siehe oben), verfolgen kann, daß sich die zweite Spindel nicht einfach dadurch ergänzt, daß an der Anheftungsstelle des ersten Richtungskörpers ein neuer Pol auftritt, sondern daß auch hier die beiden Spindelpole aus dem einfachen im Ei zurückgebliebenen durch Teilung entstehen. Auch in der zweiten Richtungsspindel kommt es zu einer Teilung der einzelnen Elemente, und so baut sich der Eikern aus neun Chromosomen auf.

Die Zahl der Chromosomen in der ersten Furchungsspindel beträgt achtzehn (Fig. 43 und 44). Die Zählung ist nicht leicht, da die Fädchen von sehr verschiedener Länge und so dicht gelagert sind, daß man nicht selten in Verlegenheit kommt, ob man ein Stück als ein oder zwei Elemente zu rechnen hat. Um klare Bilder zu erhalten, ist es durchaus notwendig, daß man genau den Moment der „Äquatorialplatte" fixiert, wo die Chromosomen, nahezu in einer Ebene ausgebreitet, ohne Kreuzung nebeneinander liegen (Fig. 43 und 44). In solchen Eiern konnte ich die Zahl achtzehn mehrfach mit Sicherheit feststellen.

Wir begegnen hier also, ohne daß wir noch etwas über die Vorgänge im ersten Furchungskern erfahren haben, dem gleichen Zahlengesetz, wie in jenen Fällen, wo eine Kernverschmelzung nicht eintritt: daß nämlich in der ersten Furchungsspindel doppelt so viele Chromosomen vorhanden sind als in jeder Richtungsspindel. Und wenn wir den Grund dieser Erscheinung in jenen Fällen darin erkannten, daß der Eikern so viele Elemente aus sich hervorgehen läßt, als in der zweiten Richtungsspindel enthalten waren, während eine gleiche Zahl vom Spermakern stammt, so dürfen wir, hierauf uns gründend, schon jetzt mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten, daß auch bei Echinus microtuberculatus von den 18 Elementen der ersten Furchungsspindel 9 vom Vater stammen, 9 von der Mutter.

Um diese Vermutung sicherer zu begründen, war nun eine Möglichkeit gegeben dadurch, daß man, wie die Brüder Hertwig (32) gelehrt haben, sowohl den Eikern als auch den Spermakern

veranlassen kann, sich allein zu teilen, und somit in der Lage ist, zu bestimmen, wie viele Kernelemente jeder für sich allein liefert.

Der einfachste Modus, um die Chromosomen eines Spermakerns allein zu erhalten, ist die Erzeugung der Polyspermie, sofern hier von den in mehrfacher Zahl eingedrungenen Spermaköpfen der eine oder der andere nicht mit dem Eikern verschmilzt, sondern sich selbständig zu einer Teilungsfigur entwickelt. Ein gleiches Resultat erzielt man, wie die Brüder HERTWIG nachgewiesen haben, wenn man ein kernloses Eifragment befruchtet, und dieses Verfahren wendete ich an, weil in einem kleinen Protoplasmakörper die Zählung der Chromosomen leichter ist. Ich habe solche Bruchstücke mit „Spermaspindeln" in großer Zahl studiert (Fig. 49 [1]) u. 52) und konnte die Zahl der vorhandenen Chromosomen stets auf neun bestimmen.

Den Eikern zu einer selbständigen Entwickelung anzuregen, kann man (O. u. R. HERTWIG, 32) durch eine bestimmte Behandlung der Eier mit Chinin oder Chloral erreichen. Dieses Experiment habe ich nicht angestellt, da es mir auf andere Weise gelang, den Eikern allein zu einer ganz regulären Teilung zu bringen. Es handelt sich um jene Fälle, die ich unter dem Titel: „Über partielle Befruchtung" (14) bereits beschrieben habe, wo sich die Strahlung des ins Ei eingedrungenen Samenfadenkopfes vom Spermakern löst, allein gegen den Eikern wandert und diesen zur Teilung veranlaßt, wogegen der Spermakern meist ungeteilt in eine der beiden Furchungskugeln übergeht, wo sein Schicksal dann ein verschiedenes sein kann. Ich habe in Fig. 53 a ein Ei dieses abnormen Entwickelungsganges gezeichnet, in welchem die Elemente des Eikerns in eine typische erste Furchungsspindel eingelagert sind, während der Spermakern abseits liegt. Die Äquatorialplatte der Spindel ist in Fig. 53 b bei polarer Ansicht stärker vergrößert dargestellt. Die Zahl der Chromosomen beträgt, wie auch in allen übrigen Präparaten dieser Art, neun.

Es ergiebt sich also, daß Ei- und Spermakern, falls sie zu selbständiger Entwickelung gezwungen werden, beide die gleiche Zahl

1) Fig. 49 ist interessant wegen der Lagebeziehung der Chromosomen zu den beiden aus dem Spermastrahlencentrum entstandenen Polen. Das Bild entspricht fast genau dem in meinen Zellenstudien (H. 2) in Fig. 63, Taf. III abgebildeten Präparat von Ascaris meg. und ist für die Auffassung der karyokinetischen Figur in ihrem Verhältnis zum Kern von großer Bedeutung.

von Chromosomen liefern, und zwar jeder halb so viele, als in einer normalen ersten Furchungsspindel enthalten sind, der Eikern zugleich die nämliche Zahl, welche in den Richtungsspindeln konstatiert werden konnte.

Dazu kommt nun noch, daß auch im Ei von Echinus microtuberculatus diese hier abnorme selbständige Entwickelung der beiden getrennten Geschlechtskerne doch unter Umständen zur Bildung einer ganz normalen ersten Furchungsspindel und weiterhin ohne Zweifel zu einer normalen Entwickelung führen kann. Bekanntlich haben O. und R. Hertwig aus ihren Versuchen am Seeigelei den Schluß gezogen, daß, um das Ei entwickelungsfähig zu machen, eine wirkliche Verschmelzung, eine „Durchdringung" der beiden Kerne erfolgen müsse, indem die durch die Wirkung gewisser Agentien verursachte selbständige Umwandlung der Kerne stets pathologische Erscheinungen im Gefolge hatte. Es scheint mir jedoch, daß die Experimente, welche dieser Folgerung zu Grunde liegen, auch anders gedeutet werden können. Ich glaube, daß durch die Prozeduren, denen die Eier bei den in Rede stehenden Hertwig'schen Versuchen unterworfen werden, nicht allein eine selbständige, sondern zugleich eine krankhafte Entwickelung der beiden Kerne, bezw. anderer Zellbestandteile hervorgerufen wird, und daß aus diesem letzteren Grund eine normale Entwickelung unterbleibt. Nicht die selbständige Entwickelung der beiden Kerne ist der Grund für die Entstehung der eigenartigen pathologischen „Ordensternfiguren", sondern diese pathologischen Figuren sind direkt durch die krankmachende Wirkung des Chinins oder Chlorals bedingt. Wie gesagt, konnte ich Fälle beobachten, in denen sich die Aquatorialplatte der ersten Furchungsspindel aus den Chromosomen zweier nicht zur Verschmelzung gelangter Geschlechtskerne aufbaut, wie es bei Ascaris, Sagitta, Pterotrachea etc. die Regel ist. Ein solches Präparat ist in Fig. 54 wiedergegeben; das Ei gehört zu der Serie der „partiellen Befruchtung". Wie ich in meiner Mitteilung über diesen Gegenstand (14) auseinandergesetzt habe, beruht die abnorme Entwickelung dieser Eier offenbar auf einer Lähmung des Spermakerns, die in sehr verschiedenem Grade ausgebildet sein kann. Während dieselbe unter Umständen so intensiv ist, daß der Kern erst im Zwei-, Vier- oder Achtzellenstadium in die karyokinetische Figur einer Furchungszelle einbezogen wird, macht sich in anderen Fällen nur eine Verzögerung in der zentripetalen Wanderung des Spermakerns bemerkbar, welche es mit sich bringt,

daß bereits die Bildung der für die erste Furchungsspindel bestimmten Schleifen beginnt, ehe die beiden Geschlechtskerne in Berührung getreten sind. So sehen wir in Fig. 54 zwischen den beiden Spindelpolen links den großen Eikern mit seinen neun Chromosomen, rechts den kleinen, schon in Auflösung begriffenen Spermakern, dessen Schleifen wegen ihrer dichten Häufung nicht gezählt werden können. Ein etwas späteres Stadium ist in Fig. 55 gezeichnet; hier zeigen sich an Stelle der beiden Kernbläschen zwei Gruppen von Chromatinfäden: ein Bild, welches vollständig mit dem in Fig. 11 (Taf. I) von Pterotrachea und dem in Fig. 20 (Taf. II) von Sagitta wiedergegebenen übereinstimmt. Ich bemerke, daß ich dieses letztere Präparat unter Eiern gefunden habe, die unter völlig normalen Verhältnissen besamt worden waren, und daß ich bei Durchmusterung verschiedener normaler Serien stets in einem allerdings sehr geringen Prozentsatz von Eiern das durch Fig. 54 und 55 repräsentierte Verhalten der chromatischen Kernsubstanz konstatieren konnte. Wie bei Ascaris megalocephala die Verschmelzung der Geschlechtskerne, so kommt bei Echinus microtuberculatus die selbständige Umwandlung derselben als Ausnahme vor, ohne daß hier wie dort zwischen diesen beiden Modalitäten ein prinzipieller Unterschied gesucht werden dürfte.

Denn wenn auch die Schicksale der chromatischen Substanz im ersten Furchungskern des Seeigeleies nicht in allen Fällen klargestellt werden können, lassen sich doch unter Umständen auch hier männlicher und weiblicher Anteil dauernd auseinander halten. In Eiern nämlich aus Individuen, die ich einige Tage im Aquarium gehalten hatte, und die, wie das Fehlen der Polyspermie und die völlig reguläre Entwickelung lehrten, in keinem irgend erheblichen Grad geschädigt sein konnten, war doch eine Verschiebung der normalen Entwickelungsbedingungen insofern eingetreten, als hier, genau so, wie ich es oben von Tiara beschrieben habe, die weibliche Kernsubstanz sich bereits zu einzelnen Schleifen kontrahierte, ehe noch das männliche Chromatin aus der Zusammenhäufung zu einem kugeligen Körper sich gelöst hatte. Solche Fälle, die ich in den größten Mengen beobachtet habe, sind in den Figuren 46—48 dargestellt. Die Bilder stimmen so vollkommen mit denen von Tiara (Fig. 36—38) überein, daß ich auf eine nähere Beschreibung verzichte und nur hervorhebe, daß man in den beiden ersteren Figuren, wo die Chromosomen des Spermakerns noch dicht zusammengeballt sind, die weiblichen Schleifen auf neun bestimmen kann, wogegen in dem Präparat der Fig. 48 eine Zahlenbestimmung nicht möglich ist.

Leider hatte ich nach diesen Erfahrungen nicht mehr die Zeit, um auch noch einmal an den Eiern frisch gefangener Weibchen die Vorgänge im ersten Furchungskern eingehend zu prüfen. Es scheint mir, daß sich auch in diesen Fällen ein Selbständigbleiben des väterlichen und mütterlichen Chromatins müsse verfolgen lassen. Die Angaben von FLEMMING (22), die genauesten, die wir über diesen Gegenstand besitzen, dürften eher für als gegen diese Annahme sprechen; so heißt es bei diesem Forscher (pag. 20): „Nach den Bildern, die nun (d. h. auf die Kernverschmelzung) folgen, läßt sich annehmen, daß die chromatische Substanz des Samenfadenkopfs sich nach ihrem Aufgehen in die Kernmembran in den Raum des Eikerns hinein verteilt, indem sie dabei nicht eine eigentliche Auflösung erleidet, sondern im ganzen in sich in Zusammenhang bleibt.“

Allein auch ohne den sicheren Nachweis für alle Fälle zu besitzen, zweifle ich nicht, daß das Verhalten der beiden elterlichen Chromatinteile zu einander stets das gleiche ist; denn es ist sicherlich gerechtfertigt, daß wir diejenigen Fälle, in denen wir nichts sehen, nach jenen beurteilen, wo wir das Schicksal der uns interessierenden Substanzen klar verfolgen können.

Schließlich habe ich den im vorstehenden gemachten Zahlenangaben noch einiges anzufügen. Ich habe bis jetzt nur Fälle beschrieben, in denen die Chromosomen in der Zahl 9 bezw. 18 vorhanden sind, und in der That konnte ich diese Zahlen, wenn ich alle Stadien vom Keimbläschen bis zur ersten Furchungsspindel zusammenrechne, in etwa 40 Eiern feststellen. Neben diesen sind mir nun 4 andere Fälle vorgekommen, in denen ich mit voller Sicherheit andere Zahlen konstatieren konnte, nämlich einmal in einem Keimbläschen anstatt 9, 18 Elemente, und einmal in einer ersten Richtungsspindel gleichfalls 18 Chromosomen anstatt 9. Dieser Fall ist in Fig. 50 gezeichnet; die Vermutung, daß es sich um ein Stadium mit Tochterelementen handeln könne, ist nach der Größe und Gruppierung der Körner (das Ei ist nicht im geringsten gepreßt) ausgeschlossen. Der dritte Fall ist der in Fig. 45 dargestellte, wo in der Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel 27 Chromosomen vorhanden sind, während im vierten (Fig. 51) 23 gezählt werden konnten.

Die Seltenheit, in der diese Zahlen im Vergleich zu den Zahlen 9—18 zur Beobachtung kamen, unterdrückt von vornherein den Gedanken an Willkür und Gesetzlosigkeit. Jene abweichenden

Zahlen sind gewiß nicht so zu deuten, daß die gleiche Chromatinmenge sich das eine Mal in 18, ein anderes Mal in 27 oder 23 Segmente zerlege, sondern wir müssen, wo wir diesen Ausnahmezahlen begegnen, annehmen, daß die Zelle entweder schon bei ihrer Entstehung eine entsprechende Zahl von Chromosomen erhalten hat oder daß die zunächst normale Zahl während des Bestehens der Zelle sich vermehrt hat, wie dies durch eine Spaltung der chromatischen Elemente ohne Zellteilung möglich wäre. Zu einer solchen Auffassung drängen überdies nicht nur meine Erfahrungen über die Bedingungen der Elementzahl bei Ascaris megalocephala (15, pag. 171 ff.), sondern auch der Umstand, daß die konstatierten abnormen Zahlen zu den normalen in einem einfachen Verhältnis stehen oder wenigstens leicht aus diesen abgeleitet werden können. Um dies zu erläutern, sei es mir gestattet, einen Weg anzudeuten, auf welchem die vier erwähnten abweichenden Zahlen mit einem Schlage erklärt werden können.

Wie aus den normalen Zahlen zu erschließen ist, geht aus einem befruchteten Ei mit 18 Chromosomen ein Organismus hervor, dessen Ei- oder Samenzellen 9 Chromosomen enthalten. Es findet also in den Geschlechtszellen auf eine uns unbekannte Weise eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte statt. Angenommen nun, diese Reduktion unterbleibt abnormer Weise in einem Ei, bezw. dessen Vorfahren, so erhalten wir den beschriebenen Fall des Keimbläschens und der ersten Richtungsspindel mit 18 Chromosomen. Entwickelt sich ein solches Ei weiter, so muß der Eikern, da er sich aus 18 Chromosomen aufbaut, die gleiche Zahl für die erste Furchungsspindel liefern, und wenn nun dazu die 9 Elemente eines normalen Spermakerns kommen, so enthält die Spindel 27 Chromosomen, wie in Fig. 45. Geht dann weiterhin aus einem solchen Ei ein Seeigel hervor, so muß die Zahl der Chromosomen in den Ei- oder Samenzellen desselben, infolge der Reduktion auf die Hälfte, 13 oder 14 betragen; und das befruchtete Ei, das sich aus einer solchen Geschlechtszelle und einer normalen mit 9 Elementen zusammensetzt, besitzt 22 oder 23 Chromosomen, welch letztere Zahl in der Äquatorialplatte der Fig. 51 festgestellt werden konnte.

Ich bin durchaus nicht der Meinung, daß diese Erklärung der von mir beobachteten abnormen Zahlen die richtige sein müsse, sondern ich will damit nur zeigen, daß eine Reihe solcher Ausnahmezahlen aus einer einzigen, einmaligen Unregelmäßigkeit — und daß solche vorkommen, ist erwiesen — abgeleitet werden können.

B. Litteratur.

Für die Absichten dieser Arbeit wäre es zwecklos, alle Angaben zusammenzustellen, welche der chromatischen Substanz bei der Eireifung und Befruchtung im allgemeinen gedenken; vielmehr kann es sich lediglich darum handeln, diejenigen Daten zu sammeln, welche sich auf die Zahl und Teilungsart der Chromosomen sowie auf das gegenseitige Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins beziehen. Bei dieser Beschränkung bleibt von den älteren Abhandlungen und von den zahlreichen Notizen, welche bei Gelegenheit embryologischer Untersuchungen die ersten Entwickelungsvorgänge berühren, nur äußerst weniges zu berücksichtigen übrig; und selbst manche ausführliche Spezialarbeit der jüngsten Zeit, wie diejenige von Vejdovsky (41), kommt für unseren Gegenstand nicht in Betracht.

I. Richtungskörperbildung.

Die erste genaue Darstellung von den Schicksalen der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper glaube ich selbst (Zellen-Studien, Heft I) für die Eier von Ascaris megalocephala und lumbricoides geliefert zu haben. Ich kann mich hier damit begnügen, auf jene Arbeit zu verweisen, um so mehr, als die bei den genannten Nematoden gewonnenen Resultate vollkommen mit den im vorstehenden mitgeteilten übereinstimmen. Nachdem ich bereits bei jener Gelegenheit die Angaben meiner Vorgänger sowie die Mitteilungen Carnoy's (20) über die Eireifung bei einigen anderen Nematoden ausführlich besprochen habe, glaube ich auch auf diese Arbeiten hier nicht näher eingehen zu müssen, sondern mich darauf beschränken zu können, meine damals geäußerte Überzeugung zu wiederholen, daß die von den meinigen abweichenden Resultate jener Autoren zum größten Teil auf pathologischen Veränderungen der sehr empfindlichen Nematodeneier beruhen.

Von der übrigen Litteratur über Richtungskörperbildung ist eine Angabe Blochmann's (6) über Richtungsspindeln bei Blatta germanica von Interesse. Der genannte Forscher fand hier (pag. 553) in einzelnen Präparaten, daß „jedes Kernplattenelement aus vier Kügelchen zu bestehen schien“. Ohne Zweifel handelt es sich hierbei um die jetzt in zahlreichen Fällen festgestellte Vierteiligkeit der Chromosomen in der ersten Richtungsspindel, deren Bedeutung ich zuerst bei Ascaris megalocephala aufgeklärt

habe. Es kann aus jener Angabe BLOCHMANN's mit Bestimmtheit der Schluß gezogen werden, daß die Reifungsvorgänge bei Blatta germanica ganz so verlaufen wie bei den von mir studierten Objekten.

In jüngster Zeit hat GARNAULT (26) Mitteilungen über die Bildung der Richtungskörper bei verschiedenen Helix-Arten gemacht, von denen ich an dieser Stelle nur die Angabe zu erwähnen habe, daß die erste Spindel 16—20 U-förmige Chromosomen enthält, welche durch Längsspaltung halbiert werden. Aus der Darstellung des französischen Forschers ist nicht zu ersehen, ob die Zahl der Chromosomen in verschiedenen Eiern zwischen 16 und 20 variiert oder ob die angegebenen Zahlen lediglich Grenzwerte einer nur mit annähernder Genauigkeit ausführbaren Schätzung vorstellen sollen. Nachdem ich bei verschiedenen Mollusken die Zahl der Chromosomen in den Richtungsspindeln mit Sicherheit auf 16 habe bestimmen können, halte ich es nicht für unwahrscheinlich, daß diese Zahl auch für die Gattung Helix Geltung besitzt.

GARNAULT hebt hervor, daß auf die Abtrennung des ersten Richtungskörpers entweder sofort die Bildung der zweiten Spindel folgt, wobei sich, wie ich dies oben für die abgehandelten Mollusken und für Echinus microtuberculatus geschildert habe, die im Ei zurückbleibende Strahlenkugel teilt, oder daß sich zwischen die beiden Teilungen ein Ruhestadium des Kerns (bläschenförmiger Kern) einschaltet. Der Autor führt diese Verschiedenheit wohl mit Recht darauf zurück, daß der Prozeß das eine Mal rascher, das andere Mal langsamer ablaufe; wissen wir doch durch andere Untersuchungen — ich führe nur die Abhandlungen von KUPFFER und BENECKE (34) und A. A. BOEHM (9) über das Neunaugenei an — daß in Eiern, bei denen sich zwischen die Ausstoßung der beiden Richtungskörper eine längere Pause einschiebt, stets ein ruhender Kern (BOEHM's provisorischer Eikern) sich ausbildet. Immerhin ist es interessant, daß bei einer und derselben Ei-Art die Chromosomen der zweiten Spindel im einen Fall direkt von den im Ei zurückgebliebenen Tochterelementen der ersten gebildet werden, während sie im andern Fall aus dem Gerüst eines ruhenden Kerns hervorgehen. Es scheint mir daraus geschlossen werden zu müssen, daß dieses Ruhestadium die Chromosomen in dem nämlichen Zustand entläßt, in dem es dieselben empfangen hat, abgesehen natürlich von Umwandlungen, die sich allenfalls unabhängig von jener Metamorphose vollziehen könnten.

II. Befruchtung.

Für diesen Teil unseres Gegenstandes fließen die Litteraturquellen etwas reichlicher; nicht allein, weil mehrere neuere Arbeiten von dem durch E. VAN BENEDEN geschaffenen Standpunkt aus sich mit dem Verhalten der Kerne bei der Befruchtung beschäftigen, sondern auch, weil der eine Hauptpunkt: in welche Beziehung väterliches und mütterliches Chromatin zu einander treten, unter Umständen ohne direktes Studium dieser Substanz entschieden werden kann.

Ich halte es für zweckmäßig, die Angaben, welche ich hier aufzuführen habe, nach den Tierkreisen, auf welche sich dieselben beziehen, zu ordnen.

a) Coelenteraten.

Im III. Teil seiner Beiträge (30) beschreibt O. HERTWIG den Befruchtungsvorgang bei der Meduse Mitrocoma Annae in folgender Weise (pag. 182): „Im Verlauf einer halben Stunde (nach dem Eindringen des Spermatozoon) vergrößert sich der kleine Körper (Spermakern) und erkennt man jetzt deutlicher die zwei an der Berührungsfläche sich abplattenden Kernvakuolen, von welchen die kleinere, der Spermakern, dem größeren Eikern mützenförmig aufsitzt .... Plötzlich verschwinden unter dem Auge des Beobachters die beiden vakuoligen Gebilde, so daß jetzt das Ei anscheinend kernlos ist. Setzt man indessen Essigsäure an den Rand des Deckgläschens zu, so tritt mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit eine faserige Spindel hervor, um deren Spitzen der Dotter eine strahlige Anordnung besitzt.“ Diese Schilderung stimmt wesentlich mit derjenigen überein, welche O. HERTWIG von dem gleichen Vorgang bei Sagitta gegeben hat. Wie dort lege ich das Hauptgewicht darauf, daß beide Kerne verschwinden, d. h. ohne zu verschmelzen, aufgelöst werden, woraus ein Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Chromatinteile ohne weiteres folgt.

Der Umstand, daß die beiden Kerne im Moment ihrer Auflösung verschiedene Größe besitzen, scheint auf den ersten Blick dafür zu sprechen, daß das Ei eine größere Chromatinmenge zur ersten Furchungsspindel beisteuert als das Spermatozoon. Allein die Erfahrungen, die ich bei der Meduse Tiara gewonnen habe, machen mir eine andere Deutung dieser verschiedenen

Kerngröße wahrscheinlicher. Wir haben bei der Besprechung jenes Objekts gesehen, daß die väterlichen Chromosomen sich direkt aus dem kugeligen Chromatinklumpen des Samenfadens entwickeln, zu welcher Entfaltung sie einen im Vergleich zum Eikern ziemlich kleinen Raum nötig haben, obgleich sie an Zahl den weiblichen Schleifen gleichkommen. Und bei Echinus microtuberculatus, welcher Seeigel sich der Meduse Tiara so äußerst ähnlich verhält, hat sich gezeigt, daß, wenn die beiden Kerne sich ohne Verschmelzung für die Teilung vorbereiten (Fig. 54), der Spermakern an Größe beträchtlich hinter dem Eikern zurückbleibt, trotzdem auch hier die Chromatinmenge in beiden Kernen die gleiche ist. Speziell nach diesem letzteren Fall scheint mir das Verhalten bei Mitrocoma Annae beurteilt werden zu müssen; den Grund der verschiedenen Kerngröße sehe ich hier wie dort darin, daß der Spermakern das bei Ascaris meg., Sagitta, Pterotrachea etc. vorhandene „Ruhestadium“ überspringt, wofür die Erklärung wiederum darin zu suchen sein dürfte, daß die Befruchtung in den einen Fällen vor, in den anderen erst nach der Bildung der Richtungskörper erfolgt.

b) Würmer.

Nur der Vollständigkeit wegen erwähne ich hier die schon in der Einleitung hinlänglich gewürdigte Arbeit E. van Beneden's über die Befruchtung von Ascaris megalocephala. An diese grundlegenden Untersuchungen schließen sich diejenigen Carnoy's (20) an, der für vier weitere Nematoden eine selbständige Vorbereitung der beiden Geschlechtskerne zur Teilung nachweisen konnte. Es heißt bei diesem Forscher (pag. 69): „On ne pourrait distinguer le noyau mâle du noyau femelle . . . La forme pelotonnée était semblable dans les deux noyaux de conjugaison; il en est de même des tronçons qui en proviennent: longueur, volume, forme générale, contours extérieurs, coloration par les réactifs, tous leurs caractères visibles, en un mot, sont identiques.“ Carnoy hat auch die Zahl der aus jedem Kern hervorgehenden Chromosomen feststellen können, und zwar ergaben sich bei Filaroides mustelarum für jeden Kern 8, bei Spiroptera strumosa je 6, bei Ophiostomum mucronatum gleichfalls je 6 und bei Coronilla (sp.?) je 4 Elemente.

Aber auch älterer Angaben haben wir hier zu gedenken. So scheint mir schon aus der Beschreibung und aus den Zeichnungen, welche Auerbach (2) von der Vereinigung der Geschlechtskerne bei Ascaris (Rhabdonema) nigrovenosa giebt, geschlossen werden

zu müssen, daß auch bei diesem Nematoden in jedem Kern die selbständigen Schleifen gebildet sind, ehe eine Verschmelzung der beiden Vakuolen eintritt. Denn wenn nicht, wie ich fast vermuten möchte, ein Zusammenfließen der beiden Kernräume überhaupt unterbleibt, indem nach unseren übrigen Erfahrungen die in AUERBACH's Fig. 8 (Taf. IV) gezeichnete rhombische helle Stelle nicht mehr einen Kern, sondern die erste Furchungsspindel vorstellt, so ist doch dieses Bild mindestens ein der Kernauflösung unmittelbar vorhergehendes; und wenn also auf diesem Stadium nach der Angabe AUERBACH's noch eine oberflächliche, der Berührungsfläche der beiden Kerne entsprechende Grenzlinie sichtbar ist, so kann es nicht zweifelhaft sein, daß sich die Ausbildung der Schleifen schon zu einer Zeit vollzieht, wo die Kerne noch vollkommen voneinander getrennt sind.

Mit noch größerer Sicherheit in diesem Sinn zu deuten ist die Beschreibung, welche O. HERTWIG (29, pag. 24) von Nephelis giebt. Er sagt: „Eine Verschmelzung derselben (der beiden Geschlechtskerne) zu einem einfachen Kern ist mir trotz Durchmusterung vieler Präparate nicht vor die Augen gekommen, auch nicht in den Cocons, in denen ich konjugierte Kerne und Eier in Vorbereitung zur Zweiteilung gleichzeitig antraf. Wahrscheinlich ist dieses Stadium daher nur von kurzer Dauer. Vielleicht findet auch die Verschmelzung in der Mehrzahl der Fälle erst dann statt, wenn die abgeplatteten zwei Kerne sich zu strecken und zur Spindel umzuformen beginnen."

c) Mollusken.

Auch für einige Mollusken gestatten uns die äußerst sorgfältigen Angaben O. HERTWIG's (30) den sicheren Schluß, daß Ei- und Spermakern die zur Teilung führende Metamorphose selbständig durchlaufen. So heißt es (pag. 202) von Mytilus: „Am lebenden Objekt bemerkt man bald nach der Hervorknospung des zweiten Richtungskörpers unter ihm einen hellen Fleck in der Dotterrinde und gleichzeitig einen zweiten gleichbeschaffenen Fleck im Zentrum des Eies, man sieht dieselben sich vergrößern, aufeinander zurücken und verschmelzen, dann undeutlich werden und bald darauf eine Doppelstrahlung sich ausbilden." — Hier ist zwar von Verschmelzung die Rede, allein nach der Satzkonstruktion werden beide Kerne undeutlich, so daß wohl unter Verschmelzung nur die dichte Aneinanderlagerung zu verstehen ist.

Für Tiedemannia Neapolitana und Cymbulia Pe-

ronnii giebt O. HERTWIG (pag. 205) folgende gemeinsame Beschreibung: „Dann sieht man an zwei gegenüberliegenden Punkten der Fläche, in welcher die beiden Kerne sich berühren, zwei matte Strahlensysteme auftauchen, die schon von FOL beschrieben worden sind. Plötzlich werden die Konturen der beiden Kerne undeutlich und es verschwinden rasch die beiden vakuolenartigen Räume, indem sich offenbar das umgebende Protoplasma mit dem Kernsaft mischt.“ Ich brauche dieser Beschreibung nach den Erläuterungen, die ich zu den ähnlich lautenden Stellen über Sagitta, Mitrocoma etc. gegeben habe, nichts hinzuzufügen.

Das Genaueste, was vor E. VAN BENEDEN über Ei- und Spermakern und die Beziehungen beider Kerne zu einander geschrieben worden ist, findet sich in E. L. MARK's Monographie: Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris (35). Ich hebe aus diesem nach jeder Richtung vorzüglichen Werk folgende Stellen hervor: pag. 220. „They (Ei- und Spermakern) become more or less flattened against each other, but an actual union, as observed in the case of many other animals, is not to be seen here.“ pag. 224: „The first cleavage nucleus does not have a morphological existence . . . The first evidences of the coming separation of the yolk have already made their appearance, while there are still two distinctly separate pronucleus.“ pag. 225: „Even in cases where the amphiaster of the first cleavage sphere has acquired an considerable extent, it is clear that the two pronuclei have not become fully amalgamated into a single structure, and it may possibly be questioned, if any portions of their substance have become confluent.“ — Der Autor verweist bei dieser Gelegenheit auf ein Bild (Fig. 85), welches ein Stadium zwischen meinen Figuren 14 und 11 (Taf. I) repräsentiert, und sagt zur Erläuterung jener Figur folgendes (pag. 226): „In the vicinity of this plan of contact (Berührungsfläche der beiden Kerne) there are to be seen in each of the pronuclei a few highly refractive granules much smaller than the pronuclei (muß jedenfalls heißen: nucleoli) and not arranged in any discoverable order.“ — Diese „granules“ sind nichts anderes als die fertigen Chromosomen, welche also in jedem Kern selbständig entstehen.

Man sieht hieraus, wie nahe MARK, abgesehen von den Zahlenverhältnissen, schon zu jenem Punkte vorgedrungen war, den dann VAN BENEDEN ganz und mit Bewußtsein erreicht hat.

Die Mitteilungen, welche Garnault in seiner oben schon angeführten Arbeit (26) über das Verhalten der Geschlechtskerne bei Helix und Arion macht, reichen über das, was Mark bei Limax gesehen hat, kaum hinaus. Wir erfahren, daß die beiden Kerne, welche sich von einem gewissen Punkt an völlig parallel entwickeln, niemals miteinander verschmelzen, wogegen sich über die Chromosomen nur folgende spärliche Notiz vorfindet (pag. 13): „De petites condensations chromatiques homogènes constituent une plaque nucléaire exactement semblable à celle de la première cinèse polaire, sans qu'il soit possible de définir la part qui revient à chacun des pronuclei dans son édification [1]).“

Schon mehrere Jahre vor Garnault hat Platner (36) die Befruchtungsvorgänge bei Arion untersucht und dabei von den Schicksalen der Geschlechtskerne und ihrer Bestandteile eine Beschreibung gegeben, von welcher der französische Forscher sagt, daß er sich dieselbe nicht erklären könne. Ich selbst muß ge-

---

1) Garnault giebt an (pag. 13), daß bei der Ausbildung der ersten Furchungsspindel der größte Teil des Chromatins eines jeden Kerns in das Protoplasma übergehe und sich in demselben verteile. Den Beweis für diese Behauptung, die sich mit allem sonst Bekannten in Widerspruch setzt, muß man von der in Aussicht gestellten ausführlichen Abhandlung erwarten. Einstweilen möchte ich der Überzeugung Ausdruck geben, daß jene Angabe auf einer Vermengung verschiedener Kernbestandteile beruht. Ich habe bei Pterotrachea nach der Auflösung der beiden Kernbläschen neben einer jeden Chromosomengruppe eine vorher nicht nachweisbare Ansammlung grobkörnig aussehender Substanz gefunden, die sich in Essigkarmin beträchtlich stärker als das Protoplasma, jedoch weniger intensiv als die Schleifen tingierte. Ich kann kaum zweifeln, daß diese in Fig. 11 gezeichnete Substanz aus den Kernen stammt, habe aber ihre Entstehung nicht genauer verfolgt und deshalb oben nicht darüber berichtet. Ich vermute, daß Garnault diese Substanz, die sich vielleicht in den Eiern von Helix und Arion und bei Anwendung der von dem französischen Autor gebrauchten Reagentien noch stärker färbt, bei seiner Angabe im Auge hatte. Obgleich sich die körnige Substanz von den Chromosomen aufs deutlichste unterscheidet, wird man dieselbe als „Chromatin“ bezeichnen, sobald man alles, was sich färbt, mit diesem Namen belegt. Allein wenn dieser Grundsatz bei der Anwendung des Wortes „Chromatin“ als maßgebend aufgestellt wird, so ist es an der Zeit, daß wir uns für jene Substanz, welche wir unter den jetzt üblichen Namen „Chromosomen, chromatische Elemente, chromatisches Gerüst etc. als etwas Eigenartiges durch alle Formwandlungen verfolgen können, nach einer neuen Benennung umsehen.

stehen, daß ich manche von den Angaben PLATNER's mit dem, was ich beim Studium ziemlich zahlreicher Okjekte und speziell in den Eiern von Mollusken gesehen habe, nicht vereinigen kann, so namentlich die von ihm beschriebenen „Karyosomen", welche aus verschieden großen, kugeligen, achromatischen Körpern mit Chromatinkörnchen bestehen und je ein Chromatindoppelkorn zur ersten Furchungsspindel liefern sollen. Nachdem ich in den Molluskeneiern, gleich anderen Autoren, speziell GARNAULT, der das PLATNER'sche Objekt untersucht hat, im Kern ein Gerüst, aus dem sich Schleifen entwickeln, gefunden habe, möchte ich die Frage aufwerfen, ob die PLATNER'schen Karyosomen nicht Kunstprodukte, bezw. das Resultat falscher Deutung sind, entstanden durch Vermengung von Gerüstknoten oder Schleifendurchschnitten mit großen und zahlreichen achromatischen Nukleolen, und wohl erklärlich bei einer nicht ganz vorzüglichen Konservierung und bei der Betrachtung sehr dünner Querschnitte.

Eine weitere Differenz der PLATNER'schen Arbeit, speziell den GARNAULT'schen Untersuchungen gegenüber, liegt darin, daß der letztere Autor zwei sich parallel umwandelnde Geschlechtskerne, die bis zu ihrer Auflösung selbständig bleiben, konstatiert hat, wogegen PLATNER eine Vereinigung des kleinen Spermakerns mit dem großen Eikern zu einem einheitlichen ersten Furchungskern beschreibt. Unerklärlich, wie GARNAULT meint, scheint mir nun dieser Unterschied zwischen den Resultaten der beiden Autoren nicht zu sein. Denn wir wissen ja auch von anderen Eiern, daß die beiden Geschlechtskerne das eine Mal verschmelzen, das andere Mal selbständig bleiben; und besonders die Verschiedenheiten, welche das Ei von Echinus microtuberculatus hinsichtlich des gegenseitigen Verhaltens von Ei- und Spermakern darbietet, sind kaum geringer als die Differenzen, welche nach PLATNER und GARNAULT bei Arion vorkommen sollen.

Ich zweifle deshalb durchaus nicht an der allgemeinen Richtigkeit der PLATNER'schen Angaben und stimme seiner Behauptung bei, daß seine Beobachtungen entschieden für eine gesonderte Beteiligung der männlichen und weiblichen Kernteile am Aufbau der ersten Furchungsspindel sprechen. Besonders beweiskräftig finde ich in dieser Hinsicht seine Fig. 11, nach welcher die beiden Teilstücke (Karyosomen) des Spermakopfes noch zu einer Zeit deutlich erkennbar sind, wo die weiblichen Elemente bereits mit den Spindelfasern in Beziehung getreten sind. Dagegen läßt sich für die Frage, wie sich männliches und weibliches Chromatin in

ihren Mengen zu einander verhalten, aus der PLATNER'schen Arbeit kein Anhaltspunkt gewinnen, indem seine Angaben, nach denen man ein sehr beträchtliches Überwiegen der weiblichen Elemente annehmen müßte, mit seinen Figuren in offenbarem Widerspruch stehen. Betrachten wir sein klarstes Bild (Fig. 11), so finden wir hier die beiden Teilstücke des Spermakopfes sehr chromatinreich, besonders wenn man berücksichtigt, daß der chromatische Überzug der beiden kugeligen Stücke ja nur im optischen Schnitt als Ring gezeichnet ist. Daß später, wie PLATNER will, sich von jedem dieser beiden „Spermakaryosomen" nur zwei sehr kleine Chromatindoppelkörnchen (Fig. 12) ablösen sollen, erscheint ganz unmöglich. Ich bin deshalb der Überzeugung, daß das Spermakaryosom eine viel größere Zahl von Chromatinelementen liefert, daß diese sich allmählich von demselben abspalten und wie die weiblichen in die Spindel einbezogen werden, wo sie nun von diesen nicht mehr unterschieden werden können. Nach dieser Auffassung hätten sich in dem Kern der Fig. 12 bereits die meisten Elemente von den beiden achromatischen Körpern losgelöst; die beiden Chromatindoppelkörnchen eines jeden wären nur noch der letzte Rest. Etwas ganz Ähnliches haben wir ja in den Eiern von Tiara und Echinus microtuberculatus kennen gelernt. Daß aber auch bei Arion Ei- und Spermakern die gleiche Zahl von Chromosomen liefern, halte ich nach den von GARNAULT beschriebenen Fällen, in denen die beiden Kerne bis zu ihrer Auflösung vollkommen miteinander übereinstimmen, für höchst wahrscheinlich.

d) Arthropoden.

Für diesen Tierkreis habe ich nur eine einzige Notiz gefunden, welche unseren Gegenstand berührt; es ist dies die Schilderung, welche GROBBEN (27) von der Befruchtung bei Cetochilus septentrionalis geliefert hat. Ich führe die Stelle mit des Autors eigenen Worten an (pag. 6): „Wenn der Eikern centralwärts wandert, erscheint im Ei an einer anderen Stelle, und zwar, soviel ich in Erinnerung habe, stets am vegetativen Pole, nahe an der Oberfläche ein zweites, anfangs kleines helles Bläschen, welches ebenfalls in der Mitte einer strahligen Figur liegt. Dasselbe rückt, gleichfalls centralwärts wandernd, dem Eikern entgegen, während es gleichzeitig durch Imbibition mit Kernsaft zu einer ansehnlichen Größe heranwächst. Dieses zweite Gebilde ist offenbar der Spermakern. Endlich stoßen die beiden Kerne, Eikern und Spermakern, aneinander und sind nur noch durch eine zarte Wand voneinander

geschieden. Auf dieses Stadium folgt sogleich die Bildung der ersten Kernspindel." GROBBEN erwähnt, daß er den Prozeß am lebenden Ei verfolgt und mehrmals immer in der gleichen Weise hat ablaufen sehen. Also auch hier keine Kernverschmelzung, sondern Selbständigkeit bis zur Auflösung!

e) Wirbeltiere.

Über die Befruchtungsvorgänge bei Wirbeltieren haben wir durch die Untersuchungen A. A. BOEHM's (9) am Ei von Petromyzon Planeri genaueren Aufschluß erhalten. Trotz der großen technischen Schwierigkeiten, welche dieses Objekt der Untersuchung entgegenstellt, und obgleich speziell für das Studium des Chromatins die Bedingungen wegen der außerordentlichen Kleinheit der Elemente die denkbar ungünstigsten sind, war der Verfasser doch imstande, die Schicksale der beiden Geschlechtskerne bis in sehr feines Detail zu verfolgen und dabei Verhältnisse aufzudecken, welche, meines Wissens, sonst nirgends beobachtet worden sind und die geeignet erscheinen, über die Konstitution des Kerns wichtige Aufschlüsse zu gewähren. Ich gebe im folgenden die hauptsächlichsten der von BOEHM ermittelten Thatsachen, soweit sich dieselben auf die Kerne beziehen, möglichst mit des Autors eigenen Worten wieder (pag. 650): „Eine Viertelstunde etwa nach der Besamung fangen sowohl der Eikern wie der Spermakopf an, ihre Gestalt und ihren Bau zu verändern. Der weibliche Vorkern wird blaß, diffus, etwas größer. Der Spermakopf zerfällt in kugelige, zusammenhängende, lineär angeordnete Elemente .... Der Eikern hat während dessen die Gestalt eines echten deutlichen Kernes angenommen und kommt tiefer im Polplasma axial zu liegen. Der aus kugeligen Stücken (Meriten) bestehende Spermakopf (Spermatomeritenreihe) .... bewegt sich in einer senkrecht auf der Achse des Eies stehenden Bahn auf den Eikern zu. In der Nähe des Eikerns verlassen die Spermatomeriten die Centralmasse der Sonne .... und lagern sich, jetzt zu einem Haufen gruppiert, dem Eikern an. Das geschieht eine Stunde nach der Besamung. Nachdem die Spermatomeritengruppe den Eikern berührt hat, oder kurz vorher, zerfällt dieser ebenfalls in kugelige Stücke, Ovomeriten. Die Ovomeriten und Spermatomeriten berühren sich nun innig und zerfallen, indem sie sich binär teilen, in immer kleinere Stücke, ohne sich zunächst gegenseitig zu vermischen. Es entsteht in dieser Weise ein längliches, aus zwei Portionen bestehendes Gebilde ... Die Meritengruppen, die einander tangieren,

sind ihrer Größe und Färbbarkeit nach voneinander zu unterscheiden. Die Ovomeriten sind kleiner, intensiver gefärbt, die Spermatomeriten sind größer und heller.“ Zunächst stellt jeder Merit ein gleichartiges Kügelchen dar (pag. 646), später besteht derselbe aus zwei Teilen, nämlich aus einer quantitativ bedeutenderen peripheren Hauptmasse, die sich schwach färbt, und je aus einem (resp. ein paar) intensiv tingierten, centralen Körperchen, dem Microsoma des Meriten. „Die Körper der Spermatomeriten sind größer und heller, die der Ovomeriten kleiner und dunkler.“ In Eiern, welche 4 Stunden nach der Besamung abgetötet worden sind, ist eine Trennung der beiden Gruppen nicht mehr nachzuweisen (pag. 646): „Ovomeriten und Spermatomeriten unterscheiden sich durch Größe und Färbung nicht mehr, sie liegen gemischt vor ... Dann beginnt ein Verschmelzungsprozeß ihrer peripheren Substanz und nur die Mikrosomen erscheinen noch gesondert. Aber diese fangen jetzt an, sich lineär aneinander zu reihen.“ Es bilden sich kurze Ketten aus 3—4 Mikrosomen, und diese Gebilde gruppieren sich nun zur Aquatorialplatte.

Um zu entscheiden, wie sich diese Thatsachen zu den an anderen Objekten ermittelten stellen, ist vor allem die Frage zu lösen: In welchem Verhältnis stehen die Boehm'schen Begriffe „Merit, Microsoma, Microsomenkette“ zu den Begriffen „Kern, Kerngerüst, Chromosoma“? Wenn Boehm in seiner dem einen Objekt gewidmeten Spezialarbeit vermeiden konnte, diese Frage zu untersuchen, so glaube ich selbst, bei einer allgemeinen Betrachtung des Gegenstandes, den Versuch nicht unterlassen zu dürfen, die Erscheinungen, unter welchen der gleiche Vorgang bei verschiedenen Organismen verläuft, gegeneinander abzuschätzen. Als Ausgangspunkt für diese Vergleichung kann uns dasjenige Stadium dienen, welches im Neunaugenei ganz ebenso vorliegt wie in anderen Zellen: das der Äquatorialplatte. Die Elemente dieser Platte, die „Chromosomen“, besitzen bei Petromyzon die Form von Körnern oder kurzen, rosenkranzförmigen Stäbchen, es sind „Microsomen“ oder „Microsomenketten“. Wie aus dieser Äquatorialplatte die beiden Tochterplatten hervorgehen, konnte von Boehm nicht festgestellt werden; doch dürfen wir meines Erachtens nicht zweifeln, daß dieselben durch eine Halbierung eines jeden Chromosomas der Äquatorialplatte ihre Entstehung nehmen. Von Wichtigkeit ist nun das weitere Schicksal der Tochterchromosomen; es heißt in dieser Hinsicht bei Boehm

(pag. 648): „Die Microsomen (einer jeden Tochtergruppe) bilden eine ungefähr linsenförmige Masse, ein jedes derselben umgiebt sich mit einem Hof, d. h. es bildet sich zu einem Merit aus (Karyomerit)". Der hiermit geschilderte Vorgang ist ohne Zweifel der nämliche, den schon andere Autoren, z. B. Bütschli und O. Hertwig, bei der Kernrekonstruktion beobachtet haben, und den ich selbst bei Ascaris megalocephala, wo die Verhältnisse im Vergleich zu Petromyzon Planeri wahrhaft riesige sind, genauer verfolgen konnte. Ich habe hierüber im II. Heft dieser Studien berichtet und daselbst in Fig. 45—47 einige Abbildungen dazu gegeben. Während in der großen Mehrzahl der Fälle bei Ascaris die Chromosomen jeder Tochterplatte ein gemeinsames Kernbläschen um sich erzeugen, konnte ich in einigen Eiern feststellen, daß jedes von den beiden für den Eikern bestimmten Tochterchromosomen der zweiten Richtungsspindel eine separate Vakuole um sich bildete (Fig. 45). Jedes dieser beiden Bläschen mit seinem chromatischen Inhalt wäre also nach Boehm's Terminologie ein „Karyomerit"; oder umgekehrt: der Karyomerit ist nichts anderes als ein typischer Kern, aber, seinem Namen entsprechend, nur ein Partialkern, indem er nicht die ganze der Zelle zukommende chromatische Kernsubstanz, sondern nur ein oder einige Chromosomen umschließt und demgemäß erst im Verein mit den übrigen Meriten dem einheitlichen Kern anderer Zellen äquivalent ist.

Ist aber diese Deutung für die Karyomeriten im allgemeinen richtig, so trifft sie auch für die Ovo- und Spermatomeriten zu. Ich betrachte demnach auch diese als echte (Partial-)Kerne, und finde in der Schilderung, die Boehm von den Schicksalen dieser Gebilde giebt, für meine Auffassung eine weitere Stütze. Die Meriten in dem Zustand gleichartiger Kügelchen (Böhm, pag. 646) sind in meinen Augen ruhende Partialkerne, wo die chromatische Substanz in den einzelnen Bläschen gleichmäßig, wahrscheinlich in Form eines allerfeinsten Gerüstes verteilt ist, entsprechend meiner Fig. 46 (Heft II, Taf. III). Die späteren Stadien, auf welchen sich in der schwach tingierten Hauptmasse eines jeden Meriten entweder in der Einzahl oder zu mehreren intensiv gefärbte Körperchen (Microsomen) und schließlich Microsomenketten nachweisen lassen, repräsentieren, wie ich glaube, die Kontraktion des Gerüstes zu je einem (?) Chromosoma, entsprechend meiner Fig. 47, worauf endlich der von Boehm beschriebene Verschmelzungsprozeß der peripheren Meritensubstanz der überall vorkommenden Auflösung der Kernvakuole vor Ausbildung der Teilungsfigur entspricht.

So weit lassen sich, wie mir scheint, die Vorgänge im Neunaugenei mit den sonst bekannten ohne Schwierigkeit in Einklang bringen; allein nun habe ich eine Erscheinung anzuführen, welche einen sehr wesentlichen Unterschied bedingt. In dem erwähnten Fall, in welchem ich bei Ascaris megalocephala Ovomeriten beobachtet habe, liegen die Verhältnisse so, daß diese Partialkerne schon bei der Bildung der Zelle als solche entstehen und daß sie sich bis zu ihrer Auflösung in gleicher Zahl erhalten. Bei Petromyzon dagegen hat BOEHM gefunden, daß auf frühen Stadien ein einheitlicher ruhender Eikern angetroffen wird, der erst allmählich durch Zerklüftung in immer zahlreichere Ovomeriten zerfällt; und an den anfänglich nur in geringer Zahl vorhandenen Spermatomeriten spielt sich gleichfalls ein solcher Vermehrungsprozeß ab.

Wie ist diese Zerklüftung zu erklären? Wir wissen, daß die Entstehung eines Kernbläschens bedingt ist durch das Vorhandensein eines oder mehrerer Chromosomen, wir wissen, daß die Auflösung desselben im allgemeinen von einem bestimmten Zustand des chromatischen Inhalts abhängig ist, wir dürfen behaupten, daß die Größe eines Kernbläschens von der in ihm enthaltenen Chromatinmenge bestimmt wird, ja, wir kennen Fälle, welche zeigen, daß auch die Form der Vakuole bis zu einem gewissen Grad von der Gestaltung des chromatischen Inhalts beherrscht wird. So werden wir wohl nicht fehlgehen, wenn wir annehmen, daß auch für die Teilung einer Kernvakuole die Ursache in der chromatischen Substanz zu suchen ist. Ich stelle mir demnach das Zustandekommen jener Zerklüftung so vor, daß sich in dem Chromatingerüst einzelne Centren ausbilden, welche, einen bestimmten Umkreis des Gerüstes beherrschend, diesen gegen den übrigen Bereich abgrenzen, wobei die einfachste und natürlichste Annahme die sein wird, daß jeder in einem definitiven Ovo- oder Spermatomeriten enthaltene Gerüstbezirk einem einzigen der für die erste Furchungsspindel bestimmten Chromosomen entspricht. Ist diese Deutung zulässig, so liegt der Unterschied zwischen den Befunden BOEHM's bei Petromyzon und dem sonst konstatierten Verhalten wesentlich in folgendem: Während sich in den letzteren Fällen die chromatische Substanz einer Zelle lediglich auf jenem Stadium, wo sie in dem Zustand kompakter Stränge vorliegt, als ein Vielfaches, entsprechend der jeweils vorhandenen Chromosomenzahl, zu erkennen giebt, würde bei Petromyzon diese Multiplizität schon während des Gerüststadiums hervortreten; und es wäre

diese Erscheinung eine sehr wichtige Stütze für die Hypothese, daß das Gerüst eines jeden Kerns aus einer Anzahl selbständiger Bezirke (je einem Chromosoma entsprechend) zusammengesetzt ist. Was schließlich die relativen Mengen und das gegenseitige Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins im Neunaugenei anbelangt, so liegen die Verhältnisse viel zu ungünstig, als daß hierüber ein sicherer Aufschluß zu gewinnen wäre. Besonders über die Mengenverhältnisse läßt sich infolge der eigentümlichen Kernzustände gar nichts aussagen; denn auf jenen Stadien, wo der väterliche und mütterliche Anteil noch scharf auseinander gehalten werden können, befinden sich dieselben in einer so verschiedenen Entwickelungsphase, daß sie sich nicht miteinander vergleichen lassen, und später, wenn die männlichen und weiblichen Meriten einander gleich sind, sind dieselben zugleich zu einem so einheitlichen Haufen zusammengedrängt, daß sich die Herkunft der einzelnen Meriten nicht mehr feststellen läßt. Eher noch scheint mir die Frage nach dem gegenseitigen Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins gelöst werden zu können. Wenn wenigstens meine Deutung richtig ist, daß die von Boehm beschriebene Metamorphose der Ovo- und Spermatomeriten nichts anderes ist als die bekannte Vorbereitung eines Kerns zur Teilung, so würde daraus folgen, daß auch im Neunaugenei die Chromosomen der ersten Furchungsspindel zum einen Teil rein väterlicher, zum anderen rein mütterlicher Abstammung sind.

C. Zusammenfassung und Folgerungen.

Die Kenntnis der Reifungs- und Befruchtungsvorgänge bei einer größeren Zahl von Eiern aus den verschiedensten Tierabteilungen gestattet die Aufstellung einer Anzahl allgemein gültiger Gesetze, an welche sich weiterhin einige nicht unwichtige Betrachtungen anknüpfen lassen.

I. Richtungskörperbildung.

1) Die Ausstoßung der Richtungskörper verläuft überall unter den Erscheinungen der echten karyokinetischen Teilung, d. h. es werden bei der Bildung eines jeden Richtungskörpers die vorhandenen Chromosomen halbiert und in ihren Hälften auf die beiden Tochterzellen verteilt. Wo die Chromosomen in einer Dimension besonders stark entwickelt sind, also die Form von Stäbchen oder Fädchen besitzen, geschieht die Spaltung in der Längsrichtung. Von einer „Pseudokaryokinese" im Sinne van Beneden's kann

also bei diesem Vorgang nirgends die Rede sein. Ebensowenig bietet sich der geringste Anhaltspunkt für die Hypothese WEISMANN's (43) dar, daß die zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führende Kernteilung als „Reduktionsteilung" zu der gewöhnlichen „Äquationsteilung" in einen Gegensatz zu bringen sei (vergl. auch Punkt 4 und 16).

2) In einem und demselben Ei enthalten die beiden Richtungsspindeln die gleiche Zahl von Chromosomen. Wo bis jetzt diese Zahlenübereinstimmung festgestellt worden ist, folgt dieselbe einfach daraus, daß die im Ei zurückbleibenden Tochterelemente der ersten Richtungsspindel direkt in die zweite Spindel als Mutterelemente übergehen.

3) Die sog. Eireifung bietet uns demnach einen Fall dar, wo wir das Schicksal der einzelnen Chromosomen während der ganzen Dauer des Bestehens einer Zelle — der Eimutterzelle [1]) — verfolgen können. Die Thatsache, daß die Chromosomen, welche bei der Teilung dieser Zelle (Bildung des zweiten Richtungskörpers) vorhanden sind, identisch sind mit denjenigen, welche die Zelle bei ihrer Entstehung erhalten hat, legt den Schluß nahe, daß auch in jenen Zellen, wo sich die Schicksale der einzelnen Elemente der Beobachtung entziehen, ein Gleiches der Fall sei. Es bildet also dieses Verhalten eine neue Stütze für die Hypothese, daß die Chromosomen im ruhenden Kern ihre Selbständigkeit bewahren.

4) Eine Eigentümlichkeit, welche an den chromatischen Elementen der ersten Richtungsspindel ziemlich häufig und in den verschiedensten Tierabteilungen (bei Cölenteraten, Würmern, Mollusken und Arthropoden) zur Beobachtung kommt, ist deren Vierteiligkeit. Die Bedeutung dieser Erscheinung habe ich bereits in meinen Arbeiten über das Ascaridenei erörtert. Die Angaben, welche ich über die Reifungsvorgänge bei jenem viel umstrittenen Objekt gemacht habe, werden durch meine im vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen an anderen Objekten vollkommen bestätigt; und die Gesamtheit der Thatsachen, welche gegenwärtig über die Richtungskörperbildung bekannt sind, ist geeignet, auch einen letzten noch allenfalls obwaltenden Zweifel an der Richtigkeit meiner Deutung zu beseitigen. Die von der meinigen abweichenden Auffassungen des Vorgangs beruhen darauf, daß man das, was ich

---

1) Zum Verständnis dieser Bezeichnung verweise ich auf meinen Aufsatz: „Über die Bedeutung der Richtungskörper". Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München. Bd. II, H. 3, 1886.

als ein einziges vierteiliges Chromosoma betrachte, als eine Gruppe von entweder 4 einfachen (CARNOY) oder 2 zweiteiligen Chromosomen (KULTSCHITZKY) in Anspruch nahm. Konnte eine derartige Betrachtungsweise schon auf Grund der von mir bei Ascaris megalocephala nachgewiesenen chromatischen Brücken zwischen den 4 prismatisch zusammengefügten Stäbchen als irrtümlich bezeichnet werden, so wird derselben durch meine neueren Beobachtungen vollends der letzte Schein von Berechtigung entzogen. Meine Resultate bei Sagitta stellen es außer Zweifel, daß das aus 4 Stäbchen bestehende chromatische Element der ersten Richtungsspindel nicht durch Zusammenfügung von 4 früher selbständigen Elementen gebildet wird, sondern daß die Vierteiligkeit durch Spaltung eines ursprünglich einheitlichen Chromosomas zustande kommt, ganz ebenso, wie die sonst bekannten zweiteiligen Stäbchen oder Schleifen ihre Entstehung einem Teilungsprozeß verdanken. Und weiterhin geht aus einer vergleichenden Betrachtung des Vorgangs mit Sicherheit hervor, daß jener Vierteilung nicht eine besondere Bedeutung zukommt, welche die Bildung des ersten oder beider Richtungskörper als einen Teilungsvorgang besonderer Art von der gewöhnlichen Karyokinese unterschiede. Denn wir finden — und zwar selbst bei sehr nahestehenden Formen (Ascaris meg. und lumbr., Pterotrachea und Carinaria) — daß die Chromosomen der ersten Spindel das eine Mal nur in die beiden bei dieser Teilung zu trennenden Schwesterhälften gespalten sind, während das andere Mal diese letzteren bereits selbst wieder eine Spaltung aufweisen, und aus allen bis jetzt vorliegenden Beobachtungen läßt sich eine ziemlich kontinuierliche Reihe aufstellen von solchen Fällen an, wo die Spaltung der in der zweiten Richtungsspindel zu halbierenden Elemente erst in der Äquatorialplatte dieser Spindel sichtbar wird, bis zu solchen, wo dieselbe schon im intakten Keimbläschen hervortritt. Wir wissen ja auch von anderen Objekten, daß der Zeitpunkt, mit welchem die Teilung eines Chromosomas zuerst nachweisbar wird, in sehr verschiedene Phasen des karyokinetischen Prozesses fallen kann. Daß derselbe bei der Richtungskörperbildung unter Umständen so außerordentlich weit — bis über die vorhergehende Teilung hinaus — zurückverlegt wird, dafür ergiebt sich die Möglichkeit dadurch, daß in der Regel zwischen die beiden Teilungen kein Ruhestadium der Chromosomen eingeschaltet wird. Ich glaube, diese Verhältnisse dürften hiermit ihre definitive Erledigung gefunden haben.

5) Die in den beiden Richtungskörpern ausgestoßenen Elemente sind für unser Auge vollkommen identisch mit denjenigen, welche, aus der gleichen Teilung hervorgehend, im Ei verbleiben. Der erste Richtungskörper erhält vielfach (Ascaris meg., Sagitta, Tiara, Pterotrachea etc.) zweiteilige Stäbchen oder Schleifen, Elemente also, die gewissermaßen eine Zellteilung erwarten und dadurch andeuten, daß die bei manchen Tieren noch bestehende Teilung des ersten Richtungskörpers früher ein allgemeines Vorkommnis war.

6) In mehreren Fällen, in welchen für die erste Furchungsspindel ein Bau mit distinkten Polen und „Protoplasmastrahlung" nachgewiesen werden kann, fehlen diese Bildungen in den Richtungsspindeln (Ascaris, vielleicht alle Nematoden, Ascidia mentula, wahrscheinlich alle Ascidien, Sagitta). Wie ich dies schon früher (13) erörtert habe, scheint mir diese Thatsache für unsere Einsicht in das Wesen der Befruchtung von großer Bedeutung zu sein [1]).

7) In jenen Eiern, wo die Richtungsspindeln aus zwei Strahlensonnen kombiniert sind, entstehen die Pole der zweiten Spindel durch Teilung des im Ei zurückbleibenden Poles der ersten.

II. Befruchtung.

8) In dem Verhalten der chromatischen Substanz bei der Befruchtung zeigt sich in verschiedener Hinsicht eine gewisse Varia-

---

1) Ich will bei dieser Gelegenheit einen Einwand zur Sprache bringen, den Platner (38) gegen meine Anschauungen über das Wesen der Befruchtung erhoben hat. Platner hat die Ausbildung der ersten Richtungsspindel im Ei von Aulostomum gulo studiert und sagt hierüber (pag. 211): „Die Konstatierung eines Centrosomas im Eie, sowie die allmähliche Ausbildung zweier typischen Archoplasmakugeln um die beiden Tochtercentrosoma, wie ich sie beschrieben habe, ist ein wichtiges Phänomen, welches die theoretischen Schlufsfolgerungen, zu welchen Boveri gekommen ist, ohne weiteres auszuschliefsen berechtigt". — Ohne mich hier auf eine Verteidigung meiner Hypothese einlassen zu wollen, möchte ich doch einstweilen konstatieren: erstens, daß Platner ja nur die Bildung der ersten Richtungsspindel untersucht hat und also für sein Objekt gar nicht angeben kann, wie es im reifen Ei, auf das es doch ankommt, mit den Centrosomen bestellt ist, und zweitens, daß die Anwesenheit eines Centrosomas in vielen reifen Eiern mir bei der Aufstellung meiner Hypothese — auf Grund der Beobachtungen von Bütschli, O. Hertwig, Fol u. a. — nicht im mindesten zweifelhaft war, was ganz deutlich aus dem Satz hervorgeht (13, pag. 162): „Im allgemeinen wird sich die Rückbildung des Eicentrosomas erst nach der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers vollziehen".

bilität. Am auffallendsten ist auf den ersten Blick die Thatsache, daß Ei- und Spermakern in den einen Fällen zu einem einheitlichen ersten Furchungskern verschmelzen, wogegen sie in anderen sich selbständig zur Teilung vorbereiten und sich, ohne zu verschmelzen, auflösen. Während das letztere Verhalten bisher als die Ausnahme gelten konnte, dürfen wir heute sagen, daß unter den genauer untersuchten und analysierten Fällen diejenigen, in welchen die Kerne nicht verschmelzen, weitaus die zahlreicheren sind. Auch ist es nicht etwa nur eine beschränkte Gruppe von Tieren, bei denen dieser Modus besteht, sondern wir kennen denselben mit Ausnahme der noch nicht untersuchten Molluscoideen von allen Tierkreisen: von den Coelenteraten (Mitrocoma), den Echinodermen (Echinus microtub., hier nur ausnahmsweise), von Würmern (Nematoden, Sagitten, Nephelis), Arthropoden (Cetochilus), Mollusken (Limax, Helix, Arion, Pterotrachea, Carinaria, Phyllirhoë, Tiedemannia und Cymbulia), von Tunikaten (Cionia intestinalis) und auch von Wirbeltieren (Ctenolabrus)[1]).

9) Da die in Rede stehenden Variationen in dem gegenseitigen Verhalten der beiden Geschlechtskerne in den Eiern eines und desselben Tieres angetroffen werden (Ascaris meg., Cionia, Phyllirrhoë, Echinus microtub.), so müssen wir annehmen, daß dieselben gänzlich bedeutungslos sind.

Zu ihrer richtigen Würdigung scheint mir nichts geeigneter zu sein als der Hinweis auf jene Fälle, wo eine durch Teilung entstandene Zelle die ihr zukommenden Chromosomen nicht in eine einzige Vakuole einschließt, sondern in mehrere Kernbläschen, die sich bis zur nächsten Teilung erhalten, so daß die Zelle also während der ganzen Dauer ihres Bestehens mehrkernig

---

1) Erst nach Fertigstellung dieser Arbeit erhielt ich durch die Freundlichkeit der Herren A. Agassiz und C. O. Whitman deren verdienstvolle Abhandlung: „The Development of Osseous Fishes. II. The preembryonic Stages of Development. Part First.“ Mem. of the Mus. of. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XIV, No. I. Die beiden Forscher geben in Fig. 32 (Pl. XXIII) von Ctenolabrus ein Bild, welches zwischen den beiden von Strahlen umgebenen Polen zwei sich innig berührende Vorkerne zeigt, in denen man bereits kontrahierte Chromosomen wahrnehmen kann. Unsere Erfahrungen an anderen Objekten lassen wohl keinen Zweifel, daß, wo ein solches Stadium vorliegt, keine Verschmelzung der Kerne mehr eintritt, sondern beide bis zu ihrer Auflösung selbständig bleiben.

ist[1]). Zwischen diesem Vorkommnis und der so häufig zu beobachtenden dauernden Zweikernigkeit der ersten Embryonalzelle besteht eine vollkommene Analogie. Auch sind es in beiden Fällen die gleichen Bedingungen, welche entweder zur Ein- oder zur Mehrkernigkeit führen. Die durch Teilung entstehende Zelle wird einkernig, wenn die ihr zugeteilten Chromosomen so dicht zusammengelagert sind, daß sie entweder gleich von Anfang an eine gemeinsame Vakuole um sich erzeugen oder daß wenigstens die zunächst um die einzelnen Elemente auftretenden Bläschen noch vor ihrer vollen Ausbildung sich berühren und verschmelzen. Ist dagegen der Abstand der einzelnen Teile während dieser Bildungsperiode zu groß, so wird die Zelle dauernd mehrkernig. Ebenso ist es bei der Befruchtung; die beiden in der ersten Embryonalzelle vereinigten Kerne verschmelzen, wie wir nach den zahlreichen vorliegenden Erfahrungen behaupten dürfen, dann zu einem einzigen, wenn sie vor Überschreitung des Gerüststadiums aufeinander treffen; wird dieser Zeitpunkt versäumt, so bleiben sie, auch bei dichtester Aneinanderlagerung dauernd getrennt. Es ist also ein sehr nebensächliches und zufälliges Moment, von dem diese Verschiedenheiten abhängen, und so kommt es, daß wir eventuell in den Eiern eines und desselben Muttertieres beiden Zuständen begegnen.

Die große Bedeutung, welche dem Selbständigbleiben von Ei- und Spermakern für unsere Einsicht in die Schicksale des väterlichen und mütterlichen Chromatins zukommt, ist seit E. van Beneden's Entdeckung genügend gewürdigt worden. Daneben besitzt aber jenes Verhalten eine nicht minder große Wichtigkeit für unsere Auffassung vom Wesen des Kerns. Wenn es ganz gleichgültig ist, ob das Kernmaterial einer Zelle in einem Kern vereinigt ist, oder verteilt auf zwei oder mehrere Vakuolen', so folgt daraus, daß der gewöhnliche einfache „Kern“ weder morphologisch noch physiologisch eine Einheit ist, sondern sozusagen nur ein gemeinsames Haus für eine Anzahl gleichwertiger, voneinander unabhängiger Bestandteile, die ihre Funktionen ebenso gut getrennt auszuüben vermögen. Diese selbständigen Teile sind die Chromosomen. Jeder solche Körper ist für sich allein imstande, einen Kern zu erzeugen, und nur ein solcher aus einem einzigen

---

1) Ich verweise in dieser Hinsicht auf Heft II dieser Studien, wo (pag. 57) derartige Fälle beschrieben und durch Fig. 45—47 (Tafel III) illustriert sind.

Chromosoma entstandener Kern ist eine (relative) Einheit. Derselbe besitzt alle Kernqualitäten ganz ebenso wie ein aus 2, 10 oder 200 Chromosomen entstandener Kern; und es ist sehr wahrscheinlich, daß ein solcher Kern mit nur einem Chromosoma — derselbe findet sich normaler Weise im unreifen Ei von Ascaris meg. (Typus van Beneden)[1]) — vollkommen zum Bestand einer jeden Zelle genügen würde, indem die Vielheit der Chromosomen nur durch deren individuelle Verschiedenheiten von Bedeutung zu sein scheint.

Des weiteren spricht die in Rede stehende Mehrkernigkeit meines Erachtens sehr energisch gegen die Anschauung, daß die Kerne für die Individualisierung des Protoplasmas zu einzelnen Zellen von centraler Bedeutung seien. Wäre der Kern oder ein Bestandteil desselben ein Centrum, welches einen bestimmten Bereich des Protoplasmas beansprucht, so müßte beim Vorhandensein mehrerer Kerne jeder einen solchen Anspruch erheben, und das Protoplasma müßte in eine entsprechende Anzahl von Territorien zerlegt werden, was nicht der Fall ist. Oder wenn man annehmen wollte, daß erst durch eine neue Teilung des Kerns die beiden Tochterkerne auf einige Zeit solche Herrscherkräfte erlangen, so müßte sich in einer solchen Zelle jeder Kern für sich teilen, und dann müßte die Abgrenzung erfolgen. Auch dies ist nicht der Fall. Vielmehr treten, ob die Zelle einen, zwei oder mehr Kerne besitzt, ganz unabhängig von diesen, zwei Pole auf, die sich nun die kontrahierten Chromosomen, so viele deren vorhanden sind und auf wie viele Lokalitäten dieselben auch zerstreut sein mögen, überallher zusammenholen, um dieselben auf 2 Gruppen zu verteilen.

Man könnte vielleicht noch den Einwand erheben, es handle sich eben in diesen Fällen von Mehrkernigkeit und speziell in der zweikernigen ersten Embryonalzelle nicht um vollkommene, ganze Kerne, sondern nur um „Halbkerne“ etc., die erst in ihrer Gesamtheit alle Qualitäten des sonst vorhandenen einheitlichen Kerns repräsentieren und die sich aus diesem Grunde nicht jeder für sich teilen, sondern zusammen eine karyokinetische Figur erzeugen, wie sie einem gewöhnlichen einheitlichen Kern entspricht. Allein auch dieser Einwand ist nicht stichhaltig. Denn wir wissen von der Polyspermie (32, 13), von der Befruchtung kernloser Eifragmente (32, 16) und von den Erscheinungen, die ich unter der

---

1) Vergl. Zellenstudien, Heft I u. II.

Bezeichnung „partielle Befruchtung“ beschrieben habe, daß sich ein solcher „Halbkern“ auch allein ganz regulär zu teilen vermag, wenn ihm nur ein Teilungscentrum (Centrosoma) beigegeben ist. Dieses die Teilung beherrschende Organ kann, wie hieraus hervorgeht, nicht als Bestandteil des Kerns aufgefaßt werden.

10) Nachdem sich zuerst für diejenigen Eier, in denen die beiden Geschlechtskerne selbständig bleiben, der Nachweis hat führen lassen, daß die Chromosomen der ersten Furchungsspindel zum einen Teil rein väterlicher, zum anderen rein mütterlicher Abkunft sind, konnte neuerdings auch für einige Eier, in welchen die Kerne verschmelzen, ein Gleiches mit Sicherheit festgestellt werden. Es sind dies solche Fälle, in denen das väterliche Chromatin in Gestalt einer kompakten Kugel in das Eikernbläschen aufgenommen wird (Tiara) und wo dann das mütterliche Kerngerüst sich bereits zu isolierten Schleifen kontrahiert, noch ehe sich die väterliche Kernsubstanz aus ihrer Zusammenballung gelöst hat.

11) Dürfen wir demnach in den Variationen, welche uns die beiden Geschlechtskerne in ihren Beziehungen zu einander darbieten, lediglich verschiedene Erscheinungsformen eines prinzipiell überall gleichen gegenseitigen Verhaltens der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz erkennen, so weisen die Kernverhältnisse dagegen in anderer Hinsicht thatsächliche und wesentliche Unterschiede auf. Es giebt Fälle, in denen die für die erste Furchungsspindel bestimmten väterlichen Chromosomen, wie z. B. bei Tiara, direkt aus dem homogenen Chromatinkörper des Spermatozoon hervorgehen, und andere, wo sich aus den Elementen des Spermakopfes zunächst ein ruhender Kern entwickelt, der dann erst die Chromosomen so entläßt, wie sie für die erste Furchungsspindel beschaffen sein müssen (Ascaris meg., Pterotrachea etc.). Im ersteren Fall besitzen die aus dem Spermakopf hervorgehenden väterlichen Chromosomen sogleich den nämlichen Entwickelungszustand, wie die von dem Eikern gelieferten mütterlichen, im letzteren Fall entsprechen dieselben den im Ei verbleibenden Tochterelementen der zweiten Richtungsspindel und müssen noch, diesen ganz parallel, unter Einschaltung eines Ruhestadiums eine schon äußerlich sehr auffallende Veränderung erfahren, ehe sie in die erste Furchungsspindel aufgenommen werden. Besonders klar konnte das letztere Verhalten bei Ascaris meg. (vergl. die Arbeiten von E. van Beneden, Carnoy, Zacharias und mir) und bei Pterotrachea (siehe oben) verfolgt werden, wo

der homogene Chromatinkörper des Spermatozoon vor der Umbildung zum Gerüst in eine Anzahl von Stäbchen oder Schleifen zerfällt, die mit den Tochterelementen der zweiten Richtungsspindel in Größe, Form und Färbbarkeit übereinstimmen.

Es ist also sicher, daß das väterliche Chromatin, wie dasselbe ins Ei eingeführt wird, nicht überall auf gleicher Entwickelungsstufe steht, und diese Thatsache fordert zu einigen weiteren Betrachtungen auf. Zunächst ist zu erwähnen, daß die gedachten Unterschiede mit den bekannten Variationen zusammenfallen, welche hinsichtlich des Zustandes, in welchem das Ei befruchtet wird, bei verschiedenen Organismen bestehen. Spermatozoën mit gewissermaßen unreifen chromatischen Elementen finden wir in jenen Fällen, wo die Befruchtung vor der Bildung der Richtungskörper erfolgt, wo also der Spermakern längere Zeit warten muß, ehe seine Beteiligung an den Entwickelungsprozessen beginnt; die andere Art von Spermatozoën ist dort vertreten, wo im Moment der Befruchtung schon ein ruhender Eikern vorhanden ist. Allein hier fragt es sich nun: Wie ist es in jenen Fällen, wo die Kopulation der Sexualzellen vor und nach der Richtungskörperbildung erfolgen kann, wie ist es z. B. bei Echinus, wo die Spermaelemente nach den vorliegenden Angaben gewöhnlich in ein Gerüst übergehen, während in den von mir beobachteten Eiern aus dem homogenen Chromatinkörper sogleich die für die erste Furchungsspindel bestimmten Schleifen hervorgehen? Hier haben wir es ja sicherlich mit Spermatozoën zu thun, deren Elemente nicht nötig haben, im Ei noch ein Gerüststadium durchzumachen, und wenn sie dies doch unter Umständen thun, so müssen wir eben annehmen, daß diese Metamorphose — im Gegensatz zu dem durch Ascaris megalocephala repräsentierten Verhalten — keine Veränderung an ihnen hervorbringt.

Schließlich wäre noch in Erwägung zu ziehen, ob den in Rede stehenden Unterschieden Verschiedenheiten bei der Spermatogenese entsprechen könnten. In der That lassen sich in dem Verhalten der chromatischen Substanz der Spermatiden Variationen erkennen, welche sich vielleicht auf das verschiedene Verhalten des väterlichen Chromatins im Ei beziehen ließen. Während nämlich in den einen Fällen die Chromosomen, welche die Spermatiden bei ihrer Entstehung aus den Spermamutterzellen erhalten, zunächst in das Gerüst eines ruhenden Kernes übergehen, ballen sich dieselben in anderen Fällen, so nach den schönen Untersuchungen von E. van Beneden und Julin (5) bei Ascaris megalocephala,

direkt zu dem scheinbar homogenen Chromatinkörper des Spermatozoon zusammen, so daß man zu der Vermutung gelangen könnte, es müsse das in den letzteren Fällen ausgefallene Ruhestadium der Spermatiden nach der Überführung des Spermatozoon in das Eiprotoplasma hier nachgeholt werden. Allein unsere Übersicht über die hier in Betracht kommenden Verhältnisse ist noch viel zu gering, als daß wir zu einem solchen Schluß jetzt schon berechtigt wären.

12) Die vom Spermakern zur ersten Furchungsspindel gelieferten väterlichen Chromosomen stimmen in Zahl, Größe, Form und sichtbarer Struktur mit den aus dem Eikern stammenden mütterlichen Elementen überein.

Die Übereinstimmung in der Zahl der väterlichen und mütterlichen Chromosomen konnte bis jetzt in 11 Fällen mit Sicherheit festgestellt werden, und zwar bei einem Coelenteraten (Tiara), einem Echinodermen (Echinus), sechs Würmern (5 Nematoden und Sagitta) und drei Mollusken (Pterotrachea, Carinaria und Phillirhoë). In einigen weiteren Fällen, in denen eine Zählung nicht auszuführen war, ergab die Schätzung wenigstens annähernde Zahlenübereinstimmung, und es darf betont werden, daß wir keinen einzigen Fall kennen, für den ein verschieden großer Anteil der beiden Eltern an der chromatischen Kernsubstanz des Kindes mit nur einiger Wahrscheinlichkeit angenommen werden dürfte.

13) Die chromatischen Elemente der ersten Furchungsspindel und die der Richtungsspindeln stehen in einem nicht näher zu erklärenden Formenverhältnis zu einander, derart, daß die ersteren im Verhältnis zum Querschnitt meist über doppelt so lang sind als die letzteren. Wo wir in der Furchungsspindel „Schleifen" finden, zeigen die Richtungsspindeln häufig nur Stäbchen oder Körner.

III. Allgemeine Zahlenverhältnisse der Chromosomen.

14) Nachdem ich schon im vorstehenden einige auf die Zahl der Chromosomen bezügliche Gesetze erwähnt habe, will ich hier alles, was über diesen wichtigen Punkt aus dem Studium der Eireifung und Befruchtung gewonnen werden konnte, im Zusammenhang aufführen:

a) Für jede Spezies ist die Zahl der Chromosomen konstant, d. h. in den karyokinetischen Figuren homologer Zellen finden sich stets die gleichen Zahlen.

b) Dagegen bestehen zwischen den homologen Zellen verschiedener, selbst oft sehr nahe verwandter Organismen in der Zahl ihrer chromatischen Elemente die bedeutendsten Differenzen. Die bei der Eireifung und Befruchtung bis jetzt konstatierten Zahlen sind:

	in den Richtungs-spindeln	in der Furchungs-spindel
bei Ascaris megalocephala (Typ. van Beneden) . .	1	2
„ „ „ (Typ. Carnoy) . . .	2	4
„ Coronilla (sp.?)	4	8
„ Spiroptera strumosa und Ophiostomum mucron.	6	12
„ Filaroides mustelarum	8	16
„ Echinus microtub. und Sagitta bipunctata .	9	18
„ Tiara (sp.?)	14	28
„ Pterotrachea, Carinaria und Phyllirhoë . .	16	32

Es ist sicher, daß in anderen Fällen, z. B. bei Petromyzon Planeri, noch viel höhere Zahlen vorkommen.

c) Die Chromosomenzahl in der ersten Richtungsspindel ist gleich derjenigen in der zweiten Spindel.

d) Die Zahl der aus dem Eikern hervorgehenden Chromosomen ist gleich der Zahl der bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers dem Ei zugeteilten Elemente.

e) Ei- und Spermakern liefern für die erste Furchungsspindel die gleiche Zahl von Chromosomen.

f) Die erste Furchungsspindel enthält also doppelt so viele Chromosomen als jede Richtungsspindel und stets eine gerade Zahl, während in den Richtungsspindeln auch ungerade Zahlen vorkommen können.

g) Die Geschlechtszellen (Eier oder Spermatozoën) eines Organismus enthalten halb so viele Chromosomen als die erste Embryonalzelle, aus welcher dieser Organismus entstanden ist.

15) Wenn in dem sub 14a aufgeführten Satz die Konstanz der Chromosomen für die einzelnen Spezies betont wurde, so darf doch nicht unerwähnt bleiben, daß auch Ausnahmen vorkommen. Allein diese Ausnahmen sind da, wo sie bis zu ihrem ersten Auftreten zurück verfolgt werden konnten, nicht als willkürliche Abweichungen erschienen, in der Weise, daß das bestimmte, durch eine gewisse Zahl von Chromosomen typisch repräsentierte Kernmaterial auf einmal eine größere oder geringere Zahl von Elementen geliefert hätte, sondern es ließ sich nachweisen, daß dieselben stets durch irgend eine Irregularität in den karyokinetischen

Prozessen bedingt sind. So konnten bei Ascaris megalocephala (Typ. CARNOY)[1]) Furchungsspindeln mit 5 und 6, anstatt 4 Chromosomen konstatiert, zugleich aber der Nachweis geführt werden, daß diese überzähligen Elemente solche sind, welche in den Richtungskörpern fehlen. In ähnlicher Weise dürften, wie ich oben schon auseinandergesetzt habe, wohl auch die bei Echinus microtuberculatus konstatierten abnormen Zahlen zu erklären sein.

Aus diesen Irregularitäten geht vor allem hervor, daß eine bestimmte Zahl von Chromosomen nicht einmal für eine und dieselbe Spezies von Bedeutung ist.

Weiterhin sind dieselben dadurch von besonderer Wichtigkeit, daß sie einen Weg anzeigen, auf welchem sich die bei irgend einem Organismus gegebenen Zahlen verändern können, daß sie uns also eine Möglichkeit vor Augen stellen, wie die selbst bei sehr nahestehenden Tieren vorhandenen Zahlenverschiedenheiten entstanden sein können. Es wäre vorderhand zwecklos, solche Möglichkeiten näher auszuführen; doch scheint es mir in dieser Hinsicht aller Beachtung wert, daß unter den 8 verschiedenen Zahlen, die wir bis jetzt als bei der Befruchtung vorkommend kennen, 5 sind, welche eine sehr einfache Reihe darstellen, nämlich 1—2, 2—4, 4—8, 8—16, 16—32, eine Reihe, in der jedes Zahlenverhältnis aus dem nächst niedrigeren, durch einen sehr einfachen und thatsächlich vorkommenden Prozeß, nämlich eine sich plötzlich irgendwo einschaltende Teilung der Chromosomen ohne Zellteilung — wie in den Spermatocyten von Salamandra (FLEMMING, 24) — entstehen könnte.

Auch mag noch darauf hingewiesen werden, daß, wenn bei einer Spezies einmal sehr viele und verschiedenartige Irregularitäten vorkämen, diese sich wohl auf lange hinaus unter immer neuen Kombinationen erhalten müßten, so daß unter Umständen Fälle mit außerordentlich großer Variabilität der Chromosomenzahl zur Beobachtung kommen könnten, ohne daß selbst diese das Grundgesetz der Konstanz umzustoßen vermöchten, welches lautet: Es gehen aus jedem Kerngerüst so viele Chromosomen hervor, als in die Bildung desselben eingegangen sind. (Vergl. Zellen-Studien, Heft II, pag. 173.)

16) In dem sub 14g aufgeführten Satz ist ausgesprochen, daß in den Eiern und Spermatozoën nur halb so viele Chromosomen vorhanden sind als in der ersten Embryonalzelle, aus der sich

---

1) Vergl. Zellen-Studien, Heft II, pag. 171 ff.

dieselben ableiten. Es kommt also in der Generationenreihe der Keimzellen irgendwo zu einer Reduktion der ursprünglich vorhandenen Chromosomenzahl auf die Hälfte, und diese Zahlenreduktion ist demnach nicht etwa nur ein theoretisches Postulat, sondern eine Thatsache.

Wann die reduzierte Chromosomenzahl zuerst auftritt und wie die Reduktion zustande kommt, dafür besitzen wir noch sehr wenige Anhaltspunkte. Betrachten wir zunächst die Eibildung, so können wir nur den einen Satz als sicher und allgemein gültig aufstellen, daß die Reduktion spätestens im Keimbläschen erfolgen muß. Denn bei der Bildung der ersten Richtungsspindel kommen die Chromosomen bereits in der reduzierten Zahl zum Vorschein. Falls also WEISMANN (43) seine theoretisch postulierte Reduktion der Zahl der Ahnenplasmen mit dieser thatsächlichen Reduktion der Zahl der Chromosomen identifizieren will — was nicht notwendig ist — so muß er die Annahme, daß dieselbe durch die Bildung des zweiten Richtungskörpers vermittelt werde, aufgeben [1]).

Dem sicheren Satz, daß die Zahlenreduktion nicht später als im Keimbläschen stattfindet, vermag ich nun, wenigstens für Ascaris megalocephala noch den weiteren anzureihen, daß die Reduktion auch nicht früher zu erfolgen scheint, und also wohl in dem sog. unreifen Ei, der Großmutterzelle des reifen, befruchtungsfähigen Eies zustande kommt. Ich schließe dies daraus, daß ich in den Eiröhren des Pferdespulwurms (Typ. CARNOY) bei den Teilungen der Keimzellen von der ersten bis zur letzten Generation stets 4 Schleifen gefunden habe, also die noch nicht reduzierte Zahl. Das Keimbläschen entsteht demnach aus 4 Chromosomen, und da dasselbe bei seiner Auflösung nur noch 2 besitzt, so muß während der Dauer seines Bestehens die Reduktion vor sich gegangen sein.

Obgleich ich wegen Mangels an gut konserviertem Material die Schicksale der chromatischen Substanz im Keimbläschen nicht

---

1) Wie PLATNER (38, pag. 140) dazu kommt, zu behaupten, daß durch die Bildung des zweiten Richtungskörpers eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte ihrer Zahl zustande komme, ist mir nicht verständlich. Noch viel weniger aber verstehe ich, wie er mich selbst als Gewährsmann für diese Behauptung anführen kann, nachdem ich doch gerade das Gegenteil als ein Hauptergebnis meiner Untersuchungen über Eireifung betrachte und dies mehrfach und, wie mir scheint, deutlich genug zum Ausdruck gebracht habe.

genauer verfolgt habe, ist mir doch eine Eigentümlichkeit aufgefallen, welche sich vielleicht auf die Reduktion beziehen ließe. Ich habe nämlich sehr häufig in solchen Keimbläschen, welche bereits die beiden vierteiligen, für die erste Richtungsspindel bestimmten Chromosomen erkennen ließen, neben diesen noch zwei viel kleinere, kugelige, ganz ebenso intensiv färbbare Körperchen gefunden, welche später auf eine mir noch unbekannte Weise verschwinden [1]).

Man könnte diese beiden Gebilde als degenerierte Chromosomen ansehen, und die Reduktion käme, falls diese Deutung richtig wäre, dadurch zustande, daß die Hälfte der Chromosomen durch Atrophie zu Grunde geht.

Ich betone, daß es sich hierbei vorderhand lediglich um eine Vermutung handelt, die ich hauptsächlich deshalb an dieser Stelle schon ausspreche, weil sie vielleicht dem einen oder anderen Forscher bei der Untersuchung eines günstigen Objektes als Fingerzeig dienen könnte. Es ist ja bereits von den Keimbläschen vieler Eier berichtet worden, daß ein Teil ihrer chromatischen Substanz nicht in die erste Richtungsspindel aufgenommen wird, sondern im Protoplasma sich auflöst; hier scheint also ein Vorgang von weitester Verbreitung vorzuliegen, den von einem bestimmten Gesichtspunkt aus auf seine Bedeutung zu untersuchen sich wohl verlohnen dürfte.

Was die Verminderung der Chromosomenzahl in den männlichen Geschlechtszellen anbelangt, so besitzen wir hierüber bereits zwei ganz bestimmte Angaben.

Die eine derselben stammt von van Beneden und Julin (5). Wie van Beneden in der Bildung der Richtungskörper einen Vorgang erkennen zu müssen glaubte, welcher den Zweck hat, aus dem Ei die männliche Kernsubstanz zu entfernen, so suchte er, gemeinsam mit Julin, auch für die männlichen Geschlechtszellen einen ähnlichen Prozeß nachzuweisen, mit dem Zweck, die weiblichen Elemente zu beseitigen. Die gemeinsamen Untersuchungen der genannten Autoren über die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala führten denn auch zu dem Resultat, daß in den männlichen Keimzellen, bei deren frühesten Teilungen 4 Chromosomen nachweisbar sind, successive 2 von diesen Schleifen als „corpuscules résiduels" ausgestoßen werden, so daß schließlich nur 2 noch übrig

1) Herr Prof. M. Nussbaum in Bonn hat, wie er mir auf der Heidelberger Naturforscher-Versammlung mitteilte, diese Körperchen gleichfalls gesehen.

bleiben — ein Vorgang, der demnach vollkommen auf die hier besprochene Zahlenreduktion passen würde.

Ich glaube jedoch auf Grund eigener Untersuchung der Spermatogenese von Ascaris megalocephala behaupten zu dürfen, daß die beiden belgischen Autoren sich in der Deutung ihrer Beobachtungen geirrt haben. Ich kann sowohl das Vorhandensein der corpuscules résiduels (dieselben finden sich übrigens auch in den Eiröhren) als auch das Vorkommen von zweierlei Teilungsfiguren: der einen mit 4, der anderen mit 2 Chromosomen bestätigen. Allein dafür, daß die corpuscules résiduels aus den karyokinetischen Figuren ausgestoßene Chromosomen wären, konnte ich niemals den geringsten Anhaltspunkt finden; und, was wichtiger ist, die durch verschiedene Chromosomenzahl unterschiedenen Teilungsfiguren kommen nicht in ein und derselben Hodenröhre vor, sondern entsprechen den beiden durch ihre Elementzahl charakterisierten Pferdespulwurm-Varietäten, die ich als Typus Carnoy und Typus van Beneden unterschieden habe. In den Hodenröhren des Typus Carnoy finde ich nur Teilungsfiguren mit vier Chromosomen, in denen des Typus van Beneden nur solche mit zweien. Die Spermatogonien, aus deren jeder durch zweimalige Teilung schließlich 4 Spermatozoen hervorgehen, erhaltem demnach bei ihrer Bildung die noch nicht reduzierte Zahl von Chromosomen zugeteilt, und erst wenn sie selbst sich teilen, finden wir die Reduktion vollzogen: es zeigen sich beim Typus Carnoy (auf welchen sich die Beschreibung dieser Vorgänge bei van Beneden und Julin bezieht) zwei Elemente, beim Typus van Beneden ein einziges. Ich muß also für die Spermatogenese des Pferdespulwurms annehmen, daß die Reduktion in den Großmutterzellen der Spermatozoën vor sich geht, wie im weiblichen Geschlecht in den Großmutterzellen der Eier, und dies ist um so wahrscheinlicher, als sich bei den Spulwürmern Ei- und Spermabildung bis ins kleinste Detail entsprechen.

Außer van Beneden und Julin hat ganz neuerdings Platner (38) Angaben über eine Chromosomenreduktion bei der Spermatogenese gemacht, und zwar für Mollusken und Lepidopteren. Er sagt (pag. 139): „Bei der letzten Teilung der Spermatocyten findet eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte ihrer Zahl statt. Diese wird dadurch bewirkt, daß das Ruhestadium nach der vorhergehenden Teilung übersprungen wird.“ — Da nun aber beim Ausfallen des Ruhestadiums zwischen zwei Teilungen gerade umgekehrt die Zahl der Chromosomen in beiden die gleiche sein muß,

— wie bei der Richtungskörperbildung — so bleibt der Sinn des PLATNER'schen Ausspruches einstweilen dunkel.

IV. Die chromatische Substanz bei der Parthenogenese und die Bedeutung der Richtungskörper.

17) Im engsten Zusammenhang mit den erörterten Zahlenverhältnissen steht die Frage nach dem Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Parthenogenese. Mit dem Ausfallen der Befruchtung bleiben dem Ei, abgesehen von anderen Dingen, eine bestimmte Anzahl von Chromosomen vorenthalten, welche sonst das Spermatozoon liefert und durch welche die Zahl der im Ei vorhandenen Elemente verdoppelt wird. Wenn wir nun auch — nach unseren experimentellen Erfahrungen über die Befruchtung — weder annehmen dürfen, daß die vom Spermatozoon gelieferten Chromosomen ihrer Qualität nach für die Entwickelung unerläßlich seien, noch, daß die durch die Befruchtung hergestellte bestimmte Menge von chromatischer Substanz zu einer regulären Entwickelung notwendig sei, so dürfen wir doch behaupten, daß, wenn die Chromosomenverdoppelung, bei sonst völlig gleichem Fortgang aller Vorgänge, im Laufe mehrerer Generationen unterbliebe, die chromatische Substanz dadurch immer mehr, bis schließlich auf ein Chromosoma, vermindert werden müßte. Denn wie die an den Eiern der verschiedensten Tiere gewonnenen Resultate lehren, besitzt das reife Ei stets nur die Hälfte ebensolcher Chromosomen als die erste Embryonalzelle, von der es abstammt. Wird also bei der parthenogenetischen Entwickelung eines Individuums das reife Ei direkt zur ersten Embryonalzelle, ohne daß für die mangelnden väterlichen Chromosomen hier oder später ein Ersatz eintritt, so muß in den Geschlechtszellen dieses Individuums die Chromosomenzahl bereits auf die Hälfte der normalen Zahl sinken und sie wird bei fortgesetzter Parthenogenese von einer Generation auf die nächste immer wieder um die Hälfte abnehmen müssen.

Um dies zu verhindern, d. h. also jenen Stand zu erhalten, der bei der geschlechtlichen Fortpflanzung durch den Spermakern für jede Generation wiederhergestellt wird, sind verschiedene Modi denkbar und allem Anschein nach auch verwirklicht. Einer derselben hängt offenbar mit dem von BLOCHMANN (6) und WEISMANN und ISCHIKAWA (44, 45) für mehrere Fälle parthenogenetischer Entwickelung nachgewiesenen Fehlen des zweiten

Richtungskörpers zusammen, und es fragt sich also, wie dadurch, daß der zweite Richtungskörper nicht gebildet wird, die Spermachromosomen ersetzt werden können.

Darauf ist nun zu antworten, daß ein — abgesehen von den Qualitäten — vollkommener Ersatz für die väterlichen Chromosomen dadurch erreicht werden könnte, daß der zweite Richtungskörper zwar sich bilden, aber wieder mit dem Ei verschmelzen würde. Denn 1) besitzt der zweite Richtungskörper genau ebenso viele Chromosomen wie das Ei und also auch wie das Spermatozoon, und 2) sind dieselben denen des reifen Eies und des Spermatozoon völlig gleichwertig, wie sich daraus ergiebt, daß sie, falls sie abnormerweise im Ei zurückgehalten werden, sich ganz ebenso an der Entwickelung beteiligen wie die normalen Ei- und Spermaelemente (vergl. Zellen-Studien, Heft I und II).

Es ist nun klar, daß derjenige Kernbestand, der durch eine Wiederverschmelzung des zweiten Richtungskörpers mit dem Ei erzielt würde, in einfacherer Weise dadurch erreicht werden kann, daß die für den zweiten Richtungskörper bestimmten Chromosomen gar nicht ausgestoßen werden. Es genügt, wenn dadurch, daß die nach Abtrennung des ersten Richtungskörpers im Ei verbleibenden Chromosomen sich in der gewöhnlichen Weise in je zwei Hälften spalten, einerseits die typischen Kernelemente des reifen Eies, andererseits diejenigen des zweiten Richtungskörpers geschaffen werden; — weiter braucht der Teilungsakt nicht zu gehen, vielmehr können die beiderlei Elemente sofort zur Bildung eines einheitlichen ersten Furchungskerns zusammentreten.

Schon vor zwei Jahren — im I. Heft dieser Studien, pag. 74 — habe ich die Entdeckung von BLOCHNANN und WEISMANN in dieser Weise gedeutet[1]); ich füge heute hinzu, daß mir, nachdem sich die Bildung der Richtungskörper bei den verschiedensten Tieren als typische Karyokinese herausgestellt hat, eine andere Deutung gänzlich ausgeschlossen erscheint. Auch will ich noch

1) Der an der angeführten Stelle ausgesprochene Satz: „Die Parthenogenese beruht auf einer Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper" ist noch unter dem Einfluß der Lehre geschrieben, daß das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung von Ei- und Spermakern begründet sei, und deckt sich also nicht mehr mit den Vorstellungen, welche ich seither über die Bedingungen der Befruchtung geäußert habe.

hervorheben, wie sich die vorgetragene Auffassung an manches andere sehr befriedigend anschließt.

Zuerst mag die morphologische Erklärung der Richtungskörperbildung zu Wort kommen. Nachdem zuerst MARK (35)[1]) den zweiten Richtungskörper und die Teilstücke des ersten als Abortiveier angesprochen hat, ist später BÜTSCHLI (18) unabhängig davon, auf Grund phylogenetischer Erwägungen, zu dem gleichen Ergebnis gelangt, und ich selbst (11) glaube dann diese Lehre, der auch O. HERTWIG (31) und DAVIDOFF (21) die größte Wahrscheinlichkeit zuerkennen, weiter ausgebaut und begründet zu haben. Durch die Aufstellung des WEISMANN'schen „Zahlengesetzes der Richtungskörper" schien dieser Auffassung ein empfindlicher Stoß versetzt zu sein; denn fast unwillkürlich mußte die Thatsache, daß der von befruchteten Eiern ausgestoßene zweite Richtungskörper bei parthenogenetischen fehlt, zu der Vorstellung hindrängen, der zweite Richtungskörper enthalte in irgend einer Weise Bestandteile, welche ausgestoßen werden, um dem Spermatozoon Platz zu machen: seien diese Auswürflinge nun, wie WEISMANN annimmt, Ahnenplasmen, um diese nicht ins Unendliche zu vermehren, seien sie, wofür sie E. VAN BENEDEN (4) auch neuerdings noch in Anspruch genommen hat, männliche Elemente, welche durch das Spermatozoon ersetzt werden.

Solche Bedenken gegen die morphologische Hypothese sind jedoch der von mir gegebenen Deutung des Vorganges gegenüber hinfällig. Denn nach dieser Auffassung fehlt ja die zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führende Teilung nicht eigentlich[2]), sondern sie ist nur so weit rückgebildet, daß dadurch direkt ein Zustand erreicht wird, wie er durch eine Wiedervereinigung des zweiten Richtungskörpers mit dem Ei erzielt werden müßte. Der Vorgang läßt sich also, von dem in

---

1) Als ich meinen Aufsatz: „Über die Bedeutung der Richtungskörper" schrieb, war mir die — meines Wissens nirgends erwähnte — MARK'sche Hypothese noch nicht bekannt.

2) Ich verweise hier auf die im I. Heft (pag. 70 ff.) zusammengestellten Beobachtungen über Rückbildung der Zellteilung, aus denen hervorgeht, daß zwischen solchen Fällen, wo zwei aus einer gemeinsamen Mutterzelle entstandene Zellen wieder verschmelzen, und solchen, wo sich die einzelnen Chromosomen ohne Zusammenhang mit einer Kern- und Zellteilung halbieren, Übergänge bestehen, auf Grund deren wir das letztere Verhalten als eine auf Vereinfachung abzielende Rückbildung des ersteren aufzufassen haben.

Rede stehenden morphologischen Standpunkt aus betrachtet, ganz ungezwungen so deuten, daß das mit dem Namen „zweiter Richtungskörper“ bezeichnete abortive Ei, welches als phylogenetische Reminiscenz jeder Ovogenese anhaftet, im Falle parthenogenetischer Entwickelung eine Verwendung findet, zu welcher es eben durch seine Kernqualitäten zufällig befähigt ist. Ich sage „zufällig“ in dem Sinne, als es mir ein Zufall zu sein scheint, daß sich für ein an sich ganz bedeutungsloses rudimentäres Gebilde eine Gelegenheit ergiebt, wieder eine Funktion zu übernehmen; dagegen ist es nicht zufällig, sondern nach der morphologischen Hypothese sogar notwendig, daß die Kernsubstanz des zweiten Richtungskörpers die Fähigkeit besitzt, die fehlenden Spermachromosomen zu ersetzen; denn sie ist ja Kernsubstanz eines verkümmerten „reifen“ Eies, von der gleichen Qualität also wie die des funktionierenden Eies und demnach auch gleichwertig derjenigen des Spermatozoon. So kann das Fehlen des zweiten Richtungskörpers in gewissen Fällen parthenogenetischer Entwickelung geradezu als Stütze für die morphologische Deutung der Richtungskörperbildung angesehen werden.

Ein weiterer Punkt, auf den ich aufmerksam machen möchte, ist folgender. Da der Vorgang, durch welchen der zweite Richtungskörper gebildet wird, eine ganz gewöhnliche Zellteilung ist, so ist das Ei vor der Ausstoßung dieses Körpers die Mutterzelle des sog. reifen Eies. Nach WEISMANN's Vorstellung begänne die Embryonalentwickelung im Falle der Parthenogenese direkt an dieser Eimutterzelle, oder mit anderen Worten: es wäre bei parthenogenetischer Entwickelung eine andere Zellgeneration „Ei“ als beim Eintreten der Befruchtung. Auch diese meines Erachtens bedenkliche Konsequenz wird durch die von mir gegebene Deutung vermieden.

Endlich erwähne ich, wie es vollkommen der Auffassung der Parthenogenese als einer erst sekundär, durch Ausfallen der Befruchtung entstandenen Einrichtung entspricht, wenn sich bei derselben eine Erscheinung findet, die als Rückbildung eines bei der sexuellen Fortpflanzung bestehenden Vorganges gedeutet werden muß.

Die Richtigkeit der vorgetragenen Anschauung wäre nun durch genaue Analyse der chromatischen Substanz bei der Reifung eines parthenogenetischen Eies, welches nur einen Richtungskörper bildet, zu prüfen. Denn auch bei weitestmöglicher Rückbildung des von mir angenommenen Vorganges muß doch wenigstens noch

eine Halbierung der von der ersten Richtungsspindel her im Ei verbleibenden Chromosomen nachweisbar sein [1]). Ich habe versucht, durch Untersuchung parthenogenetischer Daphnideneier hierüber ins klare zu kommen. Allein die Bedingungen sind hier so ungünstig, daß ich bis jetzt nichts habe ermitteln können. Ich muß mich deshalb einstweilen damit begnügen, eine andere, ganz zufällige und sehr fragmentarische Beobachtung anzuführen, welche mit unserer Frage in Zusammenhang zu stehen scheint.

Bei meinem Aufenthalt in Neapel während des Winters 1888 fand ich Ende Februar im Auftrieb eine Eierschnur von Pterotrachea mit etwa 20 Eiern, die ich abtötete, als die Betrachtung derselben im lebenden Zustand die Ausbildung von Ei- und Spermakern vermuten ließ. In der That waren in den ältesten Eiern zwei ruhende Kerne vorhanden, welche unbedenklich als Ei- und Spermakern angesprochen worden wären, wenn sich nicht folgende Besonderheiten gezeigt hätten: 1) die fraglichen Eier hatten nur einen einzigen Richtungskörper gebildet; 2) zwischen den beiden Kernen fand sich eine an „Verbindungsfasern" erinnernde Streifung und neben jedem Kern an der dem anderen abgewandten Seite eine verschwommene Strahlung. Durch Vergleichung mit den jüngeren Eiern ließ sich nun, diesem Befunde entsprechend, außer Zweifel stellen, daß die beiden Kerne aus einer karyokinetischen Teilung ihre Entstehung genommen hatten, indem diese jüngeren Eier an Stelle der Kerne eine karyokinetische Figur mit zwei Tochterplatten enthielten. Auch diese Eier hatten nur einen Richtungskörper gebildet. Die Teilungsfigur im Ei zeigte zu demselben stets in der Weise Beziehungen, daß sie ausnahmslos in der Nähe desselben ihre Lage hatte und daß bei radialer Stellung ihrer Achse diese mit dem Richtungskörper in eine Gerade fiel. Die Zahl der Chromosomen in jeder Tochterplatte konnte annähernd auf 16 bestimmt werden. Es kann nach diesen Thatsachen keinem Zweifel unterliegen, daß diese karyokinetische Figur nichts anderes ist als die zweite Richtungsspindel, die aber, wie die weiter entwickelten Eier lehren, nicht zu einer Zell-

---

1) Ich will nicht unterlassen zu bemerken, daß der gleiche Effekt, wie durch die besprochene Rückbildung der zweiten Teilung, ebenso gut und ohne Änderung der gezogenen Folgerungen durch eine Rückbildung der ersten erreicht werden kann, was ich nicht näher auszuführen brauche. In diesem Fall müßte sich eine Verdoppelung der Chromosomen vor der Ausbildung der einzigen Richtungsspindel feststellen lassen.

teilung: zur Bildung eines zweiten Richtungskörpers führt, sondern deren beide Tochterplatten im Ei verbleiben und sich zu ruhenden Kernen umbilden, einem normalen Eikern und einem zweiten, abnormen Eikern (Kern des zweiten Richtungskörpers). Diese Abnormität wird nun dadurch bedeutungsvoll, daß in allen Eiern der Kette ein Spermakern, dessen Anwesenheit einer sorgfältigen Untersuchung nicht entgehen kann, fehlte. Es ist deshalb sehr naheliegend, beide Erscheinungen miteinander in Verbindung zu bringen und zu schließen: das Fehlen des Spermatozoon veranlaßt das Ei, die Bildung des zweiten Richtungskörpers auf die Teilung des Kerns zu beschränken, die Zellteilung aber zu unterdrücken, so daß der Kern des zweiten Richtungskörpers im Ei verbleibt. Eine derartige Reaktion des Eies auf den Mangel des Spermatozoon müßte aber wohl einen Zweck haben, und dieser könnte kein anderer sein als der, eine parthenogenetische Entwickelung einzuleiten. — Etwas weiteres läßt sich vorderhand nicht sagen, und ich hebe also nur hervor, daß die besprochenen Eier genau das Verhalten repräsentieren, welches man, meiner Meinung nach, für die parthenogenetischen Eier mit nur einem Richtungskörper erwarten muß.

Obgleich nun ohne Zweifel die Zurückhaltung des zweiten Richtungskörpers in dem zu parthenogenetischer Entwickelung bestimmten Ei der einfachste Weg ist, um die väterlichen Chromosomen zu ersetzen, so ist er doch nicht der einzige. Wie Blochmann (7, 8) für die fakultativ parthenogenetischen Eier der Honigbiene und Platner (37) für diejenigen von Liparis dispar nachgewiesen haben, werden hier im Falle parthenogenetischer Entwickelung genau ebenso wie bei eintretender Befruchtung zwei primäre Richtungskörper gebildet.

Wir müssen also für diese Fälle annehmen, daß die Eier, falls sie nicht befruchtet werden, ihre Entwickelung mit der Hälfte der bei eintretender Befruchtung vorhandenen Chromosomenzahl beginnen, und daß die hiermit eingeleitete Verminderung erst in dem parthenogenetisch sich entwickelnden Organismus selbst, bezw. lediglich in den Geschlechtszellen desselben ausgeglichen wird. Zu diesem Zweck scheinen mir zwei Möglichkeiten denkbar, nämlich einmal die, daß, ganz ähnlich wie bei dem Ersatz durch den zweiten Richtungskörper, eine Zellteilung bis auf die Verdoppelung der Chromosomen rückgebildet wird, und zweitens die, daß die normale Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte in dem parthenogenetisch sich entwickelnden Organismus unterbleibt.

Blochmann hat darauf aufmerksam gemacht, daß — nach den bisherigen Erfahrungen — aus jenen parthenogenetischen Eiern, welche nur einen Richtungskörper bilden, weibliche Tiere hervorgehen, aus denen mit zweien männliche, und er erhofft hieraus Aufklärung über die Faktoren, welche das Geschlecht bestimmen. Ich halte diese Hoffnung für eine trügerische. Daß zwischen der Zahl der Richtungskörper und dem Geschlecht keine Beziehung besteht, lehrt ja schon das Bienenei allein; es wäre also auf Grund der in Rede stehenden Differenzen bei parthenogenetischen Eiern nur denkbar, daß die Menge der in der ersten Embryonalzelle enthaltenen Chromosomen auf das Geschlecht von bestimmendem Einfluß sei, daß bei geringer Chromosomenzahl Männchen, bei größerer Weibchen entstehen. Allein daß auch in dieser Hinsicht kein durchgreifendes Gesetz vorliegt, sehen wir daraus, daß in befruchteten Eiern, mögen aus denselben nun Männchen oder Weibchen hervorgehen, stets die gleiche Zahl von Chromosomen beobachtet wird [1]).

Ich möchte deshalb die Thatsache, daß die parthenogenetischen Eier von Apis und Liparis zwei, die der Aphiden, Daphniden etc. nur einen Richtungskörper bilden, anstatt mit dem Geschlechtsunterschied der hier und dort entstehenden Individuen, eher damit in Zusammenhang bringen, daß die ersteren Eier nur fakultativ, die letzteren stets parthenogenetisch sind. Für jene bleibt es bis ganz zuletzt unentschieden, ob ein Spermatozoon kommt oder nicht, es ist also verständlich, wenn sie sich unter allen Umständen so präparieren, wie es dem phylogenetisch älteren Verhalten — der eintretenden Befruchtung — entspricht, wogegen es bei den anderen ebenso begreiflich ist, daß sie sich gleich für das Ausbleiben des Spermatozoon einrichten.

Es hätte sich allerdings im Ei von Apis und Liparis zwischen der Bildung des zweiten Richtungskörpers und der Befruchtung ein Abhängigkeitsverhältnis ausbilden können, derart, daß der zweite

---

1) Man könnte hiergegen vielleicht einwenden, daß wir von befruchteten Eiern, deren Chromosomen wir zählen, im allgemeinen nicht wissen können, ob aus denselben männliche oder weibliche Tiere entstanden wären. Allein zu der oben stehenden Behauptung genügt es vollkommen, wenn bei einer so kolossalen Menge von Eiern, wie sie von Ascaris meg. beobachtet worden ist, Konstanz der Chromosomenzahl nachgewiesen werden konnte.

Richtungskern nur im Fall der Anwesenheit eines Spermakerns ausgestoßen würde, beim Mangel desselben dagegen an der Entwickelung teilnähme. Allein die theoretische Möglichkeit einer solchen Reaktion macht die versuchte Erklärung nicht weniger wahrscheinlich.

Ich bemerke schließlich, daß die Hypothese WEISMANN's über die Bedeutung des zweiten Richtungskörpers durch die Entdeckung parthenogenetischer Eier mit zwei Richtungskörpern nicht widerlegt wird. Was ich selbst soeben zur Erklärung dieses Vorkommnisses angeführt habe, kann — mutatis mutandis — auch von WEISMANN für seine Hypothese geltend gemacht werden. Da dieselbe, indem sie die verschiedene Zahl der Richtungskörper mit einer Chromatinreduktion in Zusammenhang bringt, meiner Meinung nach auf einem ganz richtigen Grundgedanken ruht, dürfte sie direkt überhaupt schwer zu widerlegen sein, und es wird sich also darum handeln, ihr eine andere gegenüberzustellen, welche dem gesamten in Betracht kommenden Thatsachenkreis besser enspricht.

Eine solche nach allen Richtungen befriedigende Hypothese scheint mir diejenige zu sein, welche die Richtungskörper als rudimentäre Eier, bezw. Eimutterzellen betrachtet und die ich kurz als die „phylogenetische“ oder „Ei-Hypothese“ bezeichnen will. Nachdem ich oben die Verträglichkeit dieser Hypothese mit den Vorgängen im parthenogenetischen Ei nachgewiesen habe, mögen hier noch einige Betrachtungen über die Berechtigung derselben im allgemeinen und über ihr Verhältnis zu anderen Deutungen der Eireifungsprozesse Platz finden. Man hat die in Rede stehende Hypothese als eine „morphologische“ bezeichnet, und es wird dadurch der Anschein erweckt, als sei dieselbe ganz irrelevant für eine eventuelle physiologische Erklärung der Richtungskörperbildung, ja als bedürfe dieser Vorgang auch für denjenigen, der jene „morphologische“ Deutung annimmt, noch einer physiologischen Erklärung. Besonders scharf kommt diese Auffassung zum Ausdruck in WEISMANN's Schrift: „Über die Zahl der Richtungskörper etc.“, wo dieser Forscher (pag. 8) sich mißbilligend darüber äußert, daß O. HERTWIG in seinem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte der BÜTSCHLI'schen (Ei-)Hypothese vor der MINOT'schen den Vorzug gegeben habe, obgleich die beiden gar keine entsprechenden Gegensätze seien: die erstere sei eine rein morphologische, die letztere eine rein physiologische Hypothese.

Ich vermag den in dieser Äußerung sich kundgebenden Standpunkt nicht zu teilen. Denn was zunächst den eben erwähnten konkreten Fall betrifft, so finde ich, daß die beiden bei O. Hertwig angeführten Hypothesen in der That insofern als Gegensätze behandelt zu werden verdienen, als derjenige, der die eine acceptiert, fast mit Notwendigkeit die andere verwerfen muß; und ganz allgemein bin ich der Meinung, daß die Ei-Hypothese nicht nur als eine morphologische, sondern mit gleichem Recht auch als eine physiologische bezeichnet werden darf, indem dieselbe, so wie sie ist, jede weitere physiologische Deutung, wenn nicht ausschließt, so doch überflüssig macht. Denn die Bezeichnung eines organischen Gebildes als rudimentär schließt unmittelbar eine ganz bestimmte und vollkommen ausreichende physiologische Erklärung für das Vorhandensein desselben ein.

Um dies an einem Beispiel zu erläutern, so können wir für die Griffelbeine des Pferdes eine physiologische Funktion durchaus nicht nachweisen, ja im Gegenteil wohl behaupten, daß diese Knochenstücke ohne irgend einen Nachteil für das Pferd auch fehlen könnten. Nachdem wir dieselben aber als rudimentäre Metacarpalien, bezw. Metatarsalien erkannt haben, ist uns damit für ihr Vorhandensein eine ganz bestimmte und völlig erschöpfende physiologische Erklärung gegeben, welche lautet: es sind diese Knochen die Reste von Zehen, deren physiologische Bedeutung bei gewissen Vorfahren der Pferde darin bestanden hat, zur Stütze des Körpers beizutragen, und die, trotzdem sie außer Gebrauch gesetzt worden sind, darum noch heute angelegt werden, weil in der embryonalen Mechanik die Bildung eines jeden Organs so eng mit derjenigen anderer Organe verflochten ist, daß das eine — notwendige — nicht entstehen kann, ohne daß auch das andere — überflüssig gewordene — noch daneben, wenn auch in immer rudimentärerem Zustand, hervorgebracht wird.

Das in dieser Nachwirkung sich äußernde Gesetz, das man als das Gesetz der „organischen Trägheit" bezeichnen könnte, gilt selbstverständlich in gleicher Weise, ja noch strenger, wenn wir anstatt nutzlos gewordener Organe überflüssig gewordene Zellen betrachten; und so genügt dasselbe auch, um die Bildung der Richtungskörper, deren ursprünglicher physiologischer Wert als der von Eiern durch ihre Beziehungen zum jetzigen Ei im höchsten Grade wahrscheinlich ist, in vollkommen befriedigender Weise zu erklären.

Auch ist diese Erklärung für die Richtungskörper nicht einmal

dem Einwand ausgesetzt, den man sonst vielfach gegen eine derartige Deutung in ihrer Funktion unklarer Organe als bloßer phylogenetischer Reminiscenzen machen kann, dem Einwand nämlich, daß ein solches rudimentäres und zweckloses Gebilde doch wohl längst vollkommen verschwunden sein müßte. Denn so lange sich der erste Richtungskörper noch teilt — ein Vorgang, dessen gegenwärtige Zwecklosigkeit niemand leugnen wird und der deshalb nur als Reminiscenz gedeutet werden kann — so lange dürfen wir uns auch für die Bildung der Richtungskörper selbst mit dieser Erklärung begnügen.

Freilich muß hervorgehoben werden, daß die Möglichkeit einer neuen Funktion für die rudimentär gewordenen Eier, bezw. Eimutterzellen unbedingt zuzugeben ist. Wie das Quadratbein, nachdem es bei den Säugetieren als Kieferknochen außer Funktion getreten ist, als Bestandteil des schallleitenden Apparats für das Gehörorgan Verwendung findet, so könnten auch die Abortiveier eine neue Funktion übernehmen (so nach meiner Ansicht der zweite Richtungskörper in gewissen Fällen parthenogenetischer Entwickelung); oder es könnte die Bildung der Richtungskörper zur Entfernung gewisser Stoffe aus dem bleibenden Ei benutzt werden, worauf ja die sog. physiologischen Deutungen des Vorganges zumeist hinauslaufen.

Allerdings ist dabei zu bemerken, daß diese Auswurf-Hypothesen bisher alle ohne Beachtung, ja eher mit einer gewissen Verachtung jener phylogenetischen Hypothese aufgestellt worden sind, in einer Weise, gegen welche meines Erachtens sehr schwerwiegende Bedenken erhoben werden müssen. Denn — um nur eines zu erwähnen — nachdem es völlig sicher ist, daß die Bildung eines jeden Richtungskörpers durch eine typische Zellteilung geschieht, die Richtungskörper also Zellen sind, müssen die Anhänger der von MINOT, VAN BENEDEN und WEISMANN aufgestellten Theorien den Vorgang so ansehen, daß ein Zellenindividuum gebildet wird, lediglich zu dem Zweck, daß das Mutter- resp. Schwesterindividuum dadurch Gelegenheit findet, sich eines ihm unbrauchbaren Bestandteils zu entledigen: eine Annahme, die auf mich den gleichen Eindruck macht, wie wenn ich mir vorstellen sollte, daß ein Frosch, um seinen Larvenschwanz zu beseitigen, sich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung in ein vorderes und ein hinteres Individuum teilen müßte, von denen dann das letztere mit dem Schwanze zu Grunde ginge.

Dagegen könnte, wie gesagt, in Anlehnung an die Ei-

hypothese in der That angenommen werden, daß an Stelle der ursprünglich gleichartigen Verteilung der einzelnen Zellbestandteile eine ungleiche getreten ist, nicht nur der Masse, sondern auch der Qualität nach, daß die Richtungskörper z. B. an Stelle einer für eine Eimutterzelle oder ein Ei notwendigen Kernsubstanz eine andersartige, welche dadurch aus dem bleibenden Ei entfernt werden soll, zugeteilt erhalten. Allein derartige Annahmen müßten sich nicht allein einer Prüfung auf ihre Verträglichkeit mit der phylogenetischen Hypothese unterziehen, sondern sie müßten auch durch irgend welche Thatsachen — z. B. durch nachweisbare Verschiedenheiten der in den Richtungskörpern enthaltenen Substanzen von den im Ei zurückbleibenden — postuliert sein. Denn daß Richtungskörper überhaupt gebildet werden: diese Thatsache allein rechtfertigt jene Hypothesen nicht.

Betrachten wir die aufgestellten physiologischen Theorien nun von diesen Gesichtspunkten aus, so ergiebt sich zunächst als durchaus verträglich mit der phylogenetischen Hypothese die Annahme Weismann's, daß durch die Bildung des zweiten Richtungskörpers die Zahl der Ahnenplasmen auf die Hälfte vermindert werde. Denn eine solche „Reduktionsteilung" könnte, da sie für beide Tochterzellen die gleiche Art von Kernplasma möglich macht, schon bestanden haben zu jener Zeit, wo der zweite Richtungskörper noch Ei war. Allein wir haben oben gesehen, daß nicht der geringste Anhaltspunkt vorliegt, auf Grund dessen der in Rede stehenden Teilung eine solche Bedeutung zugeschrieben werden könnte. Selbst zugegeben, daß eine Reduktion im Sinne Weismann's stattfinden müsse, zeigt die Teilung, welcher das reife Ei und der zweite Richtungskörper ihre Entstehung verdanken, keinerlei Eigentümlichkeit, welche die Reduktion gerade auf diesen Punkt der Entwickelung zu verlegen gestattete, und auch die Vorgänge bei der Parthenogenese lassen sich, wie ich oben gezeigt zu haben glaube, ohne die Weismann'sche Annahme in sehr einfacher und durchaus befriedigender Weise erklären.

Schwieriger als diese von Weismann stammende Deutung des zweiten Richtungskörpers wäre die Minot - van Beneden'sche Hypothese von der Ausstoßung der „männlichen" Elemente, sowie die Weismann'sche Hypothese von der durch den ersten Richtungskörper vermittelten Entfernung des ovogenen Kernplasmas mit der phylogenetischen Erklärung der Richtungskörperbildung zu vereinigen. Denn diese Hypothesen bedingen die Annahme, daß die Entfernung der jetzt in den Richtungskörpern beseitigten Ei-

bestandteile früher, da die Richtungskörper selbst noch zur Entwickelung bestimmte Zellen waren, auf andere Weise bewerkstelligt werden mußte; daß also eine Verlegung des ursprünglichen Ausstoßungsvorganges stattgefunden habe, die meiner Meinung nach schwieriger zu erklären wäre als ein völliges Verschwinden der Richtungskörper selbst. Allein ich glaube den in Rede stehenden Hypothesen gegenüber auf diese und andere theoretischen Einwände verzichten zu können, da dieselben, wie mir scheint, hinlänglich durch Thatsachen widerlegt werden: nämlich durch jene von mir beschriebenen und noch zu beschreibenden bei der Reifung und Furchung des Eies von Ascaris megalocephala vorkommenden abnormen Fälle, in denen chromatische Elemente, die für den ersten oder zweiten Richtungskörper bestimmt gewesen wären, im Ei zurückbleiben, um an der Entwickelung teilzunehmen. Schon im I. Heft dieser Studien glaubte ich mit diesen Beobachtungen ein mächtiges Argument gewonnen zu haben „gegen alle Anschauungen, welche die Bildung der Richtungskörper als eine Einrichtung zur Entfernung von Kernmaterial betrachten welches für die Kopulation der Geschlechtszellen oder für die Embryonalentwickelung hinderlich sei".

Unter den dort beschriebenen Fällen waren mir besonders diejenigen von Interesse, in denen ein erster Richtungskörper infolge tangentialer Stellung der ersten Spindel nicht gebildet wird, sondern die demselben normalerweise zugeteilten Chromosomen im Ei zurückgehalten werden, um bei der nun erfolgenden Bildung eines einzigen Richtungskörpers halbiert zu werden und mit je einer Hälfte im reifen Ei zu verbleiben, wo sie sich, soweit verfolgbar, ganz ebenso verhalten wie die normalen Ei- und Spermachromosomen. Es braucht kaum gesagt zu werden, daß sich dieser abnorme Verlauf der Eireifung mit seinen Folgen speziell gegen die Weismann'sche Lehre von der Ausstoßung des ovogenen Kernplasmas richtet. Denn während ich selbst die vier Stäbchen, welche jedes der beiden Chromosomen der ersten Richtungsspindel zusammensetzen, als völlig gleichwertig betrachte, bestehen nach Weismann die zwei nach dem (normalerweise) äußeren Pol gekehrten Stäbchen eines jeden Chromosoma aus ovogenem Plasma, welches eben durch die Bildung des ersten Richtungskörpers entfernt werden soll; die inneren repräsentieren das Keimplasma. Bleiben nun, wie es bei tangentialer Stellung der ersten Richtungsspindel der Fall ist, zunächst alle vier durch die Teilung entstehenden Doppelstäbchen, und schließlich von jedem dieser Ele-

mente die eine Hälfte zurück, so enthält das reife Ei unter seinen vier mütterlichen Chromosomen zwei o v o g e n e, deren Beteiligung an der Embryonalentwickelung mit der WEISMANN'schen Hypothese in Widerspruch steht.

WEISMANN hat jedoch erklärt [1]), daß durch diese Beobachtungen seine Theorie nicht widerlegt werde, und er macht zu diesem Behuf Folgendes geltend. Erstlich sei es, nachdem Mängel in der Teilungsmechanik verschiedentlich nachgewiesen seien, möglich, daß in den von mir beschriebenen Fällen tangentialer Lagerung der ersten Richtungsspindel die beiden Chromosomen nicht ihre u n g l e i c h w e r t i g e n Seiten gegen die Pole kehrten, sondern je ein aus Keimplasma und ein aus ovogenem Plasma bestehendes Stäbchen, unter welcher Annahme es in der That möglich wäre, daß bei der nun folgenden Bildung eines einzigen Richtungskörpers a l l e s ovogene Plasma entfernt würde und nur Keimplasma im Ei zurückbliebe. — Es ist vielleicht glaubhaft, wenn ich sage, daß ich mir diesen Einwurf selbst vorgelegt, jedoch als nicht stichhaltig befunden habe. Wenn die beiden Chromosomen der ersten Richtungsspindel aus u n g l e i c h w e r t i g e n Hälften zusammengesetzt sein und der Zweck der Bildung des ersten Richtungskörpers gerade in der Beseitigung der einen Hälfte bestehen soll, dann müssen gewiss sehr vollkommene Einrichtungen vorhanden sein, welche eine richtige Lagerung der beiden Elemente in der Spindel garantieren. Und in der That, wenn wir uns auf den WEISMANN'schen Standpunkt stellen und dabei finden, daß unter vielen Tausenden von jungen Würmchen [2]) kein einziges pathologisch entwickeltes sich findet, so dürfen wir diese Einrichtungen wirklich als von idealer Vollkommenheit bezeichnen. Wie sollen nun gerade in jenen Fällen, in denen es einmal n i c h t zu einer Abschnürung des ersten Richtungskörpers kommt, nicht nur das eine, sondern gleich beide Chromosomen in eine unrichtige Lage gelangen? Dieses Zusammentreffen wäre höchstens — wenn auch immer ziemlich ungenügend — dadurch zu erklären, daß man direkt einen Zusammenhang zwischen der Chromosomenstellung in der Spindel und der Richtung dieser selbst zur Eioberfläche konstruierte, annehmend, daß bei seitlicher Richtung der ovogenen Teilstücke die Spindel eine tangentiale Stellung einnehmen müßte.

---

1) WEISMANN und ISCHIKAWA, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper.

2) Ich beziehe mich hier auf das große von mir studierte Material.

Eine solche Erklärung läßt sich jedoch sehr einfach durch die Thatsache abschneiden, daß die Achse der ersten Spindel zwischen radialer und tangentialer Lagerung jeden beliebigen Winkel zur Eioberfläche bilden kann, wonach ein Einfluß der Chromosomenorientierung auf die Stellung der Spindel mit Bestimmtheit ausgeschlossen werden darf. Ich glaube demnach zu dem Schluß berechtigt zu sein: falls die eine Hälfte des Chromosoma der ersten Richtungsspindel aus ovogenem Plasma besteht und diese Hälfte bei allen denjenigen Stellungen der Spindel, welche zur Abtrennung eines ersten Richtungskörpers führen können, dem einen Pol zugekehrt ist, so besitzt sie eine solche Orientierung auch bei tangentialer Lage der Spindel, und es müssen sonach von den in diesem Fall dem reifen Ei zugeteilten vier Stäbchen zwei aus ovogenem Plasma bestehen.

Weismann erklärt nun, daß auch dies seine Theorie nicht erschüttern könne; denn es frage sich eben, wie sich die beiden ovogenen Elemente nun bei der Embryonalentwickelung verhielten. Über diesen wichtigen Punkt konnte ich früher bereits (Heft II) so viel mitteilen, daß diese abnormen Elemente sich an der Bildung des ruhenden Eikerns ganz ebenso beteiligen wie die beiden anderen, daß fernerhin aus diesem Eikern, an Stelle von zweien, vier ganz typische Schleifen hervorgehen, und daß alle vier in der ersten Furchungsspindel sich regulär teilen. Ich muß gestehen, daß mir schon dieses Verhalten mit dem Begriff des ovogenen Plasma in seinem Gegensatz zum Keimplasma nicht wohl verträglich erscheint; allein ich vermag nun noch einige neue Beobachtungen anzuführen, welche lehren, daß auch die weitere Entwickelung durch das Zurückbleiben jener von Weismann als ovogen bezeichneten Chromosomen nicht gestört wird. Da nämlich die Richtungskörper des Ascarideneies bis zur vollen innerhalb der Eihüllen möglichen Ausbildung der jungen Würmchen nicht allein sich erhalten, sondern auch noch eine Zählung ihrer Chromosomen gestatten, so läßt sich für jeden Embryo feststellen, ob bei der Reifung des Eies, aus dem er entstanden ist, sich eine Irregularität zugetragen hat, es läßt sich genau angeben, ob Chromosomen, die für den ersten oder zweiten Richtungskörper bestimmt gewesen wären, im Ei zurückgeblieben sind, worauf dann die Untersuchung des Embryos selbst darüber Aufschluß giebt, ob diese abnormen Elemente eine Störung der Entwickelung verursacht haben. Mit ganz besonderer Sicherheit lassen sich natürlich die uns hier beschäftigenden Fälle konstatieren, in denen nur

ein einziger Richtungskörper mit vier Stäbchen gebildet worden ist, und in denen also zwei abnorme, nach WEISMANN ovogene Elemente im Ei zurückgehalten worden sind. Ich habe in meinem Material zwei ziemlich weit entwickelte, bereits spiralig aufgerollte Embryonen mit dieser Abnormität angetroffen, ohne daß es mir, abgesehen von einem vielleicht etwas größeren Volumen der Kerne, möglich gewesen wäre, im Bau derselben die geringste Abweichung von den gleichalterigen anderen, bei denen die Eireifung normal verlaufen war, wahrzunehmen. Da auf dem beobachteten Stadium bereits alle Organe angelegt sind, so berechtigen die genannten Fälle meines Erachtens zu dem Ausspruch, daß die im Ei zurückbleibenden Chromosomen des ersten Richtungskörpers die Gestaltung des werdenden Organismus in keiner Weise beeinträchtigen.

Noch wichtiger jedoch ist ein dritter derartiger Fall, der ein Stadium mit erst vier Furchungszellen betrifft. Vor zwei Jahren schon habe ich in einer kurzen Mitteilung[1]) eine eigentümliche Kerndifferenzierung während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala beschrieben, die, wie ich damals wahrscheinlich machen konnte und jetzt mit Bestimmtheit behaupten kann, der Differenzierung der Embryonalzellen in somatische und in Geschlechtszellen entspricht. Der feinere Vorgang ist bei typischem Verlauf der, daß die Kernstruktur des Eies (vier Schleifen) sich unverändert nur auf die eine Tochterzelle und von dieser wieder nur auf eine u. s. w. forterbt, während jedesmal in der Schwesterzelle vor deren Teilung eine Ausstoßung der weitaus größeren Chromatinmenge aus dem Kern stattfindet, worauf der Rest in Gestalt zahlreicher äußerst kleiner Körnchen in die karyokinetische Figur eintritt. Eine genaue Analyse läßt überdies feststellen, daß von dieser Reduktion die Substanz aller vier, das Kerngerüst ursprünglich zusammensetzenden Schleifen betroffen wird, daß also sowohl an den ausgestoßenen, wie an den im Kern zurückbleibenden Teilen die beiden väterlichen und die beiden mütterlichen Chromosomen in wahrscheinlich ganz gleichem Maße Anteil haben. Nach einer gewissen Zahl von Teilungen hört dann dieser Differenzierungsprozeß auf; es persistiert eine einzige Zelle mit ursprünglichem Kern als Anlage der Geschlechtsdrüse, während die abgespaltenen kleinkernigen Zellen, bezw. deren Nachkommen, die somatischen Zellen repräsentieren.

Wie ich schon in meiner ersten Mitteilung über diesen Gegen-

1) Anatom. Anzeiger, II. Jahrg., Nr. 22, 1887.

stand hervorgehoben habe, beginnt die Reduktion meist nicht im Zweizellenstadium, sondern erst im Vierzellenstadium, wo dann gleich in drei Zellen zugleich die Reduktion vollzogen wird. Und diesen Zustand zeigt auch das oben erwähnte Präparat, das, wie der Besitz eines einzigen, vier Stäbchen enthaltenden Richtungskörpers beweist, aus einem Ei mit vier gewöhnlichen und zwei „ovogenen" Chromosomen hervorgegangen ist. Im einzelnen lassen die Kerne dieser vier Furchungskugeln folgende Beschaffenheit erkennen: in der einen Zelle treffen wir den Kern kurz vor seiner Auflösung an; das Chromatin ist zu isolierten Schleifen kontrahiert, deren Zahl zwar wegen zu enger Lagerung nicht mit Sicherheit bestimmt werden kann, die aber jedenfalls mehr als vier beträgt und auf Grund des von mir (Heft II) nachgewiesenen Zahlengesetzes mit größter Wahrscheinlichkeit als sechs angenommen werden darf. Von den drei übrigen Zellen enthält die eine einen Kern, der gerade im Begriff steht, Chromatinbrocken auszustoßen; die beiden anderen besitzen bereits fertige Spindeln, welche das typische Bild der Reduktion zeigen: eine aus zahlreichen kleinen Körnchen zusammengesetzte Äquatorialplatte und im Umkreis derselben die großen, zur Auflösung bestimmten Brocken. Obgleich es niemals möglich ist, die Körnchen der Äquatorialplatte genau zu zählen, kann doch mit aller Sicherheit festgestellt werden, daß es in diesen beiden Zellen etwa um die Hälfte mehr sind als gewöhnlich, und ebenso ist die Masse des ausgestoßenen Chromatins zweifellos eine größere.

Es läßt sich demnach behaupten, daß die Schicksale, welche die normalen vier Schleifen des Ascarideneies im Laufe der Entwickelung erleiden, genau ebenso auch von jenen beiden überschüssigen, eigentlich dem ersten Richtungskörper bestimmten Chromosomen durchgemacht werden. Auch diese erben sich in einer bestimmten Zellenreihe, die schließlich zu den Geschlechtszellen hinführt, äußerlich unverändert fort, während sie in allen primären somatischen Zellen eine bedeutende Reduktion und Umformung erleiden. Gerade dieser letztere Vorgang aber ist für unsere Frage von besonderer Wichtigkeit. Es ist ganz gleichgiltig, welche Bedeutung dem Differenzierungsprozeß der Kerne thatsächlich zukommt: sobald man den Gegensatz zwischen Keimplasma und histiogenem Plasma, so wie es Weismann thut, statuiert, kann es gewiß für die Keimplasma-Natur einer Chromatinportion kein besseres Kriterium geben als die Thatsache der beschriebenen Reduktion. Chromatin, welches sich vom Ei unver-

ändert nur auf die Geschlechtszellen vererbt, dagegen in allen somatischen Zellen reduziert und umgeformt wird, das muß nach WEISMANN Keimplasma sein, es kann unmöglich aus einem in ganz bestimmter und höchst einseitiger Weise spezialisierten Kernplasma, wie es das ovogene nach WEISMANN sein müßte, bestehen. Sonach enthält also der erste Richtungskörper in seinen vier Chromatinstäbchen Keimplasma oder, falls man diesen Begriff vermeiden will, eine Kernsubstanz, welche derjenigen des normalen Ei- und Spermakerns vollkommen gleichwertig ist. Damit ist aber, wie ich glaube, nicht nur die Hypothese WEISMANN's endgiltig widerlegt, sondern zugleich auch der beste Beweis für die Richtigkeit der phylogenetischen Hypothese der Eireifung erbracht, was nicht näher auseinandergesetzt zu werden braucht.

Verzeichnis der citierten Litteratur.

1. A. Agassiz and C. O. Whitman, The Development of Osseous Fishes. II. The preembryonic stages of development. Part first. Mem. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College, Vol. XIV, No. I.
2. Auerbach, Organologische Studien, Heft II. Breslau 1874.
3. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand 1883.
4. E. van Beneden, Sur la fécondation chez l'Ascaride mégalocéphale (Rectification). Anatom. Anz., III. Jahrg., No. 4 und 5, 1. Febr. 1888.
5. E. van Beneden et Ch. Julin, La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. roy. des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique. 53me année, 3me série, t. VII, 1884.
6. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrbuch, Bd. XII, 1887.
7. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei unbefruchtet sich entwickelnden Insekteneiern. Verh. des naturh.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. IV, H. 2.
8. F. Blochmann, Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb.
9. A. Boehm, Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.
10. A. Bolles Lee, La Spermatogénèse chez les Chétognathes. La Cellule, Tom. IV, fasc. I.
11. Th. Boveri, Über die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. II, H. 3, 1886.
12. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft I. Jena 1887.
13. Th. Boveri, Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. III, H. 3, 1887.
14. Th. Boveri, Über partielle Befruchtung, l. c. Bd. IV, H. 2, 1888.
15. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft II. Jena 1888.

16. Th. Boveri, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. V, H. 2, 1889.
17. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenberg. Naturf. Ges., Bd. X, 1876.
18. O. Bütschli, Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen. Biolog. Centralbl., Bd. IV, 1885.
19. Carnoy, La vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala. La Cellule, Tom. II, fasc. 1.
20. Carnoy, La segmentation de l'oeuf chez les Nématodes. La Cellule, Tom. III, fasc. 1.
21. von Davidoff, Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle. Mitt. a. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. IX, H. 1, 1889.
22. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen III. Die Befruchtung und Teilung des Eies bei Echinodermen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XX, 1882.
23. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882.
24. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887.
25. Fol, Recherches sur la fécondation et la commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, Tom. XXVI, 1879.
26. Garnault, Sur les phénomènes de la fécondation chez l'Helix aspera et l'Arion empiricorum. Zool. Anzeiger, XI. Jahrg., No. 296 und XII. Jahrg., No. 297, 1888/89.
27. Grobben, Die Entwickelungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Arb. a. d. Zoolog. Inst. d. Univ. Wien, Tom. III, 1880.
28. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. I. Teil. Morph. Jahrb., Bd. I, 1875.
29. O. Hertwig, Beiträge etc. II. Teil. Morph. Jahrb., Bd. III, 1877.
30. O. Hertwig, Beiträge etc. III. Teil. Morphol. Jahrb., Bd. IV, 1878.
31. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1888.
32. O. und R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.
33. Kultschitzky, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI, 1888.
34. Kupffer und Benecke, Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Festschrift für Th. Schwann. Königsberg i. Pr. 1878.
35. Mark, Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College, Cambridge Mass., Vol. VI, 1881.
36. Platner, Über die Befruchtung bei Arion empiricorum. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII, 1886.

37. Platner, Die erste Entwickelung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biolog. Centralbl., Bd. VIII, No. 17, 1. Nov. 1888.
38. Platner, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. I—VI. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.
39. Rabl, Über Zellteilung. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.
40. Strasburger, Histologische Beiträge, Heft I. Jena 1888.
41. Vejdovsky, Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft I. Reifung, Befruchtung und die ersten Furchungsvorgänge des Rhynchelmiseies. Prag 1888.
42. Waldeyer, Über Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.
43. Weismann, Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.
44. Weismann und Ischikawa, Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern I. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B., Bd. III, H. 1, 1887.
45. Weismann und Ischikawa, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Anat. und Ontog. Bd. III.

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen sind bei Anwendung einer Immersionslinse K von ZEISS gezeichnet, mit Ausnahme der Fig. 53 a (Taf. III), für welche Obj. 7 von LEITZ benutzt wurde.

Tafel I.

Pterotrachea, Carinaria, Phyllirhoë.

Fig. 1. Keimbläschen eines Eies von Pterotrachea, unmittelbar nach der Ablage, mit 16 Chromosomen.

Fig. 2. Die 16 Chromosomen der Äquatorialplatte einer ersten Richtungsspindel von Pterotrachea.

Fig. 3. Erste Richtungsspindel von Pterotrachea in der Metakinese mit 16 Chromosomenpaaren.

Fig. 4. Pterotrachea: erster Richtungskörper und zweite Richtungsspindel mit 16 längsgespaltenen Chromosomen.

Fig. 5. Die 16 Chromosomen einer zweiten Richtungsspindel von Pterotrachea, in der Richtung der Spindelachse gesehen.

Fig. 6. a. Die nach Abtrennung des ersten Richtungskörpers (b) im Ei verbleibenden 16 längsgespaltenen Tochterelemente mit dem in Teilung begriffenen Strahlensystem (Ei von Carinaria).

Fig. 7. Ei von Carinaria nach der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers.

Fig. 8. Spermakern mit seiner Strahlung in einem Ei von Pterotrachea während des Bestehens der zweiten Richtungsspindel.

Fig. 9. Umbildung der 16 im Ei zurückbleibenden Tochterelemente der zweiten Richtungsspindel zum Eikern (Pterotrachea).

Fig. 10. Ei- und Spermakern von Pterotrachea mit je 16 fadenförmigen Chromosomen.

Fig. 11. Bildung der ersten Furchungsspindel im Ei von Pterotrachea; die Chromosomen sind noch in zwei den beiden Geschlechtskernen entsprechende Gruppen gesondert.

Fig. 12. Gequetschte Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel von Pterotrachea mit 32 längsgespaltenen Chromosomen, vom Pol gesehen.

Fig. 13. Die 16 Chromosomen einer ersten Richtungsspindel von Carinaria, bei schräger Ansicht der Spindel.

Fig. 14. Ei- und Spermakern von Phillirhoë; es ist in jedem Kern nur ein Teil der vorhandenen Chromosomen gezeichnet.

Tafel II.

Fig. 15—23. Sagitta bipunctata.

Fig. 15. Keimbläschen eines ausgewachsenen Eies mit 9 selbständigen Chromatinkörpern.

Fig. 16. Erste Richtungsspindel mit Äquatorialplatte vom Pol gesehen; 9 Chromosomen.

Fig. 17. Erste Richtungsspindel annähernd vom Pol gesehen, mit 2 aus je 9 längsgespaltenen Chromosomen bestehenden Tochterplatten, von denen die höher gelegene durch dunkleren Ton markiert ist.

Fig. 18. a. Zweite Richtungsspindel im Profil; b. dieselbe vom Pol; 9 längsgespaltene Chromosomen.

Fig. 19. Ei- und Spermakern mit je 9 fadenförmigen Chromosomen.

Fig. 20. Bildung der ersten Furchungsspindel.

Fig. 21. Desgleichen; die Verbindungslinie der beiden Pole ausnahmsweise nicht senkrecht auf der Verbindungslinie der beiden Chromosomengruppen.

Fig. 22. Äquatorialplatte einer ausgebildeten ersten Furchungsspindel, aus 18 Chromosomen zusammengesetzt.

Fig. 23. Ei- und Spermakern auf einem etwas späteren Stadium als dem der Fig. 19. In jedem Kern 9 Chromosomen.

Fig. 24—30. Cionia intestinalis.

Fig. 24. Der Spermakern mit seiner Strahlung kurz nach dem Eindringen ins Ei.

Fig. 25. Ei- und Spermakern in Kontakt; beide in der Knäuelphase.

Fig. 26. Die noch einfache kugelige Strahlensonne mit den beiden einander gegenüberliegenden Geschlechtskernen, die ihre definitive Größe noch nicht erreicht haben.

Fig. 27. Die Strahlensonne in Teilung begriffen; die beiden Geschlechtskerne in der Knäuelphase.

Fig. 28. Doppelstrahlung: die beiden Kerne mit kontrahierten stabförmigen Chromosomen.

Fig. 29. Die Kerne aufgelöst; die Chromosomen noch zu zwei den beiden Kernen entsprechenden Gruppen gesondert.

Fig. 30. Ei- und Spermakern in Kontakt; dieselben stehen kurz vor der Auflösung und sind gegenüber dem in Fig. 25 gezeichneten Stadium beträchtlich geschrumpft.

Fig. 31 und 32. Ascidia mentula.

Fig. 31. Richtungsspindel im Profil mit 9 gespaltenen Chromosomen.
Fig. 32. Richtungsspindel vom Pol mit 9 Chromosomen.

Tafel III.

Fig. 33—39. Tiara (sp.?).

Fig. 33. Die 14 Chromosomen der ersten Richtungsspindel in der Richtung der Spindelachse gesehen.
Fig. 34. Erste Richtungsspindel im Profil mit den vierteiligen Chromosomen, von denen nur ein Teil eingezeichnet ist.
Fig. 35. Erster Furchungskern; die weibliche Kernsubstanz in Form eines Gerüstes, die männliche in Form einer Kugel mit scheinbar körnigem Gefüge.
Fig. 36. Erster Furchungskern; die weibliche Kernsubstanz zu 14 fadenförmigen Chromosomen kontrahiert, die männliche noch zur Kugel vereint, aber gelockert.
Fig. 37. Erster Furchungskern; die noch stärker aufgelockerte Spermakugel giebt sich als dichter Fadenknäuel zu erkennen.
Fig. 38. Die Spermakugel hat sich in fadenförmige Elemente aufgelöst, die vollkommen mit den weiblichen übereinstimmen. Es lassen sich etwa 19 Chromosomen getrennt verfolgen, ein Rest ist noch dicht ineinander verschlungen und bezeichnet die letzte Spur der Spermakugel.
Fig. 39. Die beiden Tochterplatten einer ersten Furchungsspindel, in der Richtung der Spindelachse gesehen, mit je 28 Chromosomen.

Fig. 40—55. Echinus microtuberculatus.

Fig. 40. Keimbläschen mit 9 Chromosomen, kurz vor der Entstehung der ersten Richtungsspindel.
Fig. 41. Erste Richtungsspindel in Bildung begriffen, mit 9 Chromosomen; die beiden Pole decken sich.
Fig. 42. Zweite Richtungsspindel in Bildung begriffen; 9 Chromosomen.
Fig. 43. Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel mit 18 Chromosomen.
Fig. 44. Desgleichen.
Fig. 45. Desgleichen mit 27 Chromosomen.
Fig. 46. Erster Furchungskern; die weibliche Kernsubstanz zu 9 getrennten Fäden kontrahiert; die männliche noch zu einer dichten Kugel vereint.

Fig. 47. Erster Furchungskern; 9 weibliche Chromosomen; die männlichen noch dicht zusammengeknäuelt.

Fig. 48. Erster Furchungskern kurz vor seiner Auflösung; die Spermakugel hat sich in fadenförmige Chromosomen aufgelöst, die von den weiblichen nicht zu unterscheiden sind.

Fig. 49. Ein durch ein einziges Spermatozoon befruchtetes kernloses Eifragment zur Zeit, wo die einfache Spermastrahlung in zwei Strahlensonnen zerfallen ist, und die chromatische Substanz des Spermakerns sich in 9 Chromosomen aufgelöst hat, die sämtlich nur zu der einen Strahlenkugel in Beziehung stehen.

Fig. 50. Eine in Bildung begriffene erste Richtungsspindel mit 18 Chromosomen.

Fig. 51. Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel mit 23 Chromosomen.

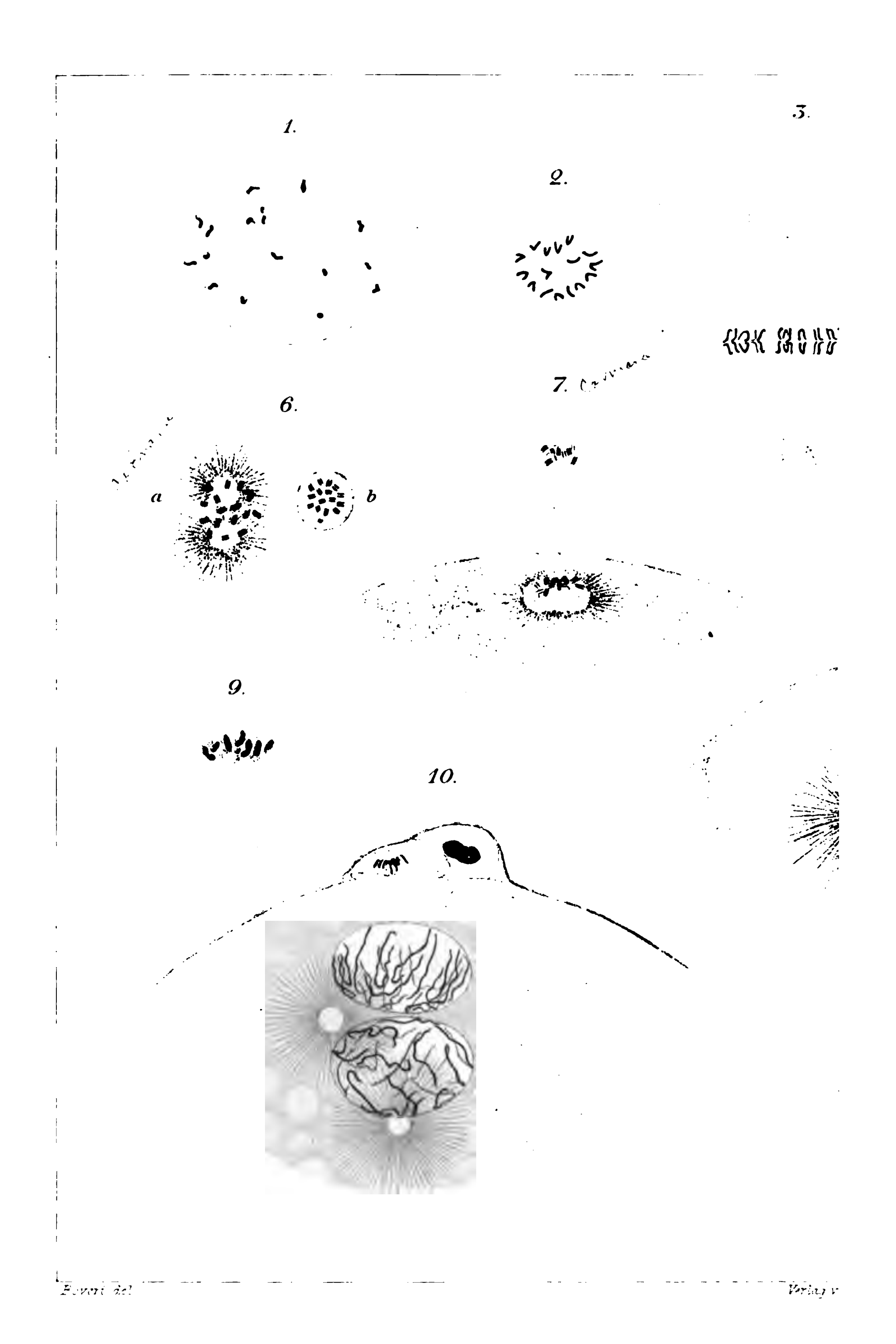
Fig. 52. Die 9 Chromosomen eines Spermaamphiasters aus einem Eifragment.

Fig. 53 a. Ein Ei mit erster Furchungsspindel, deren Äquatorialplatte abnormerweise nur von den Elementen des Eikerns gebildet ist, während der Spermakern unbeteiligt in der Peripherie liegt. — **Fig. 53 b.** Die Äquatorialplatte des in a gezeichneten Eies bei stärkerer Vergrößerung, mit 9 Chromosomen.

Fig. 54. Ei- und Spermakern bereiten sich abnormerweise selbständig zur Teilung vor.

Fig. 55. Erste Furchungsspindel in Bildung begriffen; die Chromosomen zu zwei Gruppen gesondert, von denen die eine dem Ei-, die andere dem Spermakern entspricht.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.



Boveri del.

Verlag v

Taf. I.

4.

5.

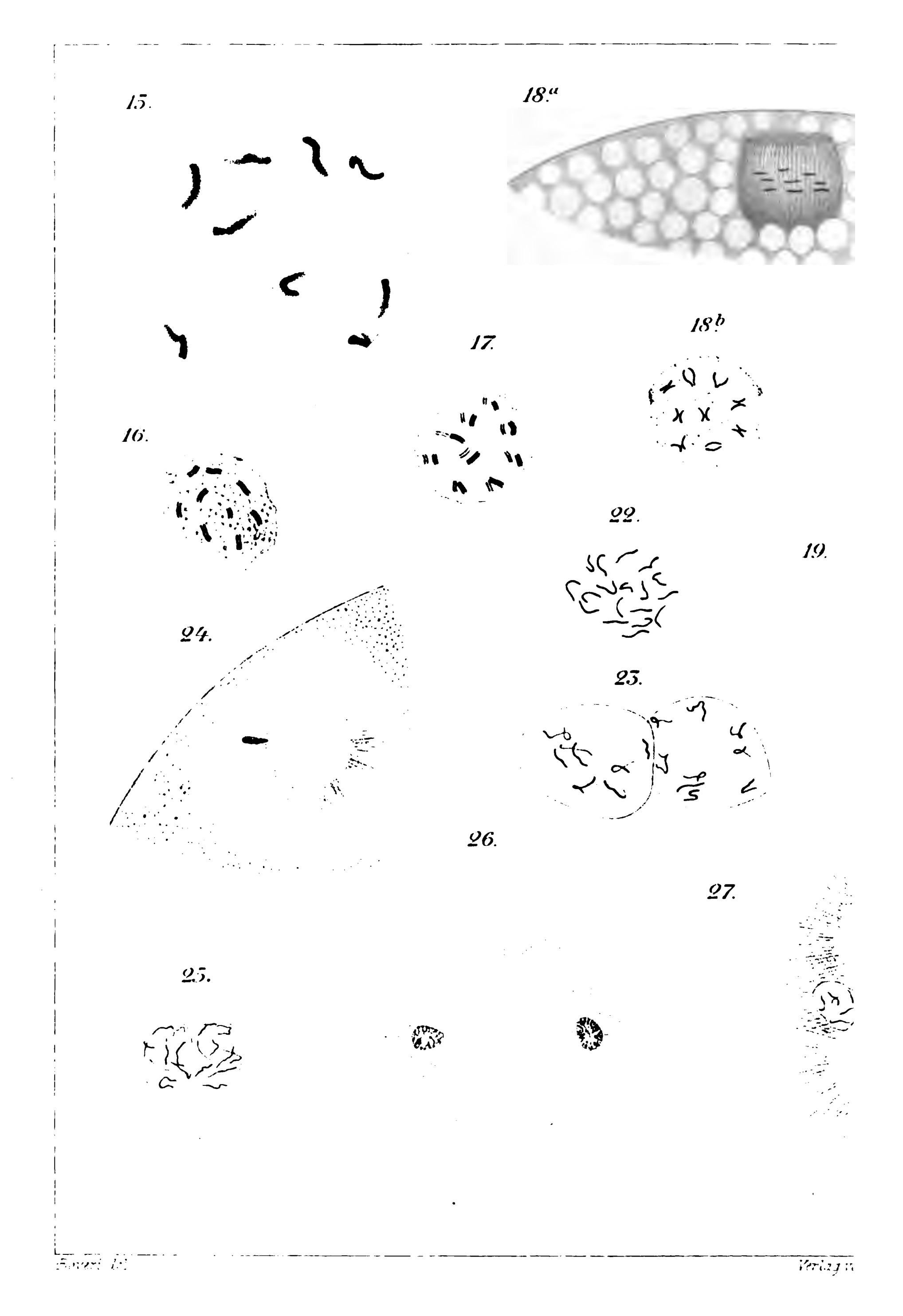
8.

11.

12.

14.

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt M.

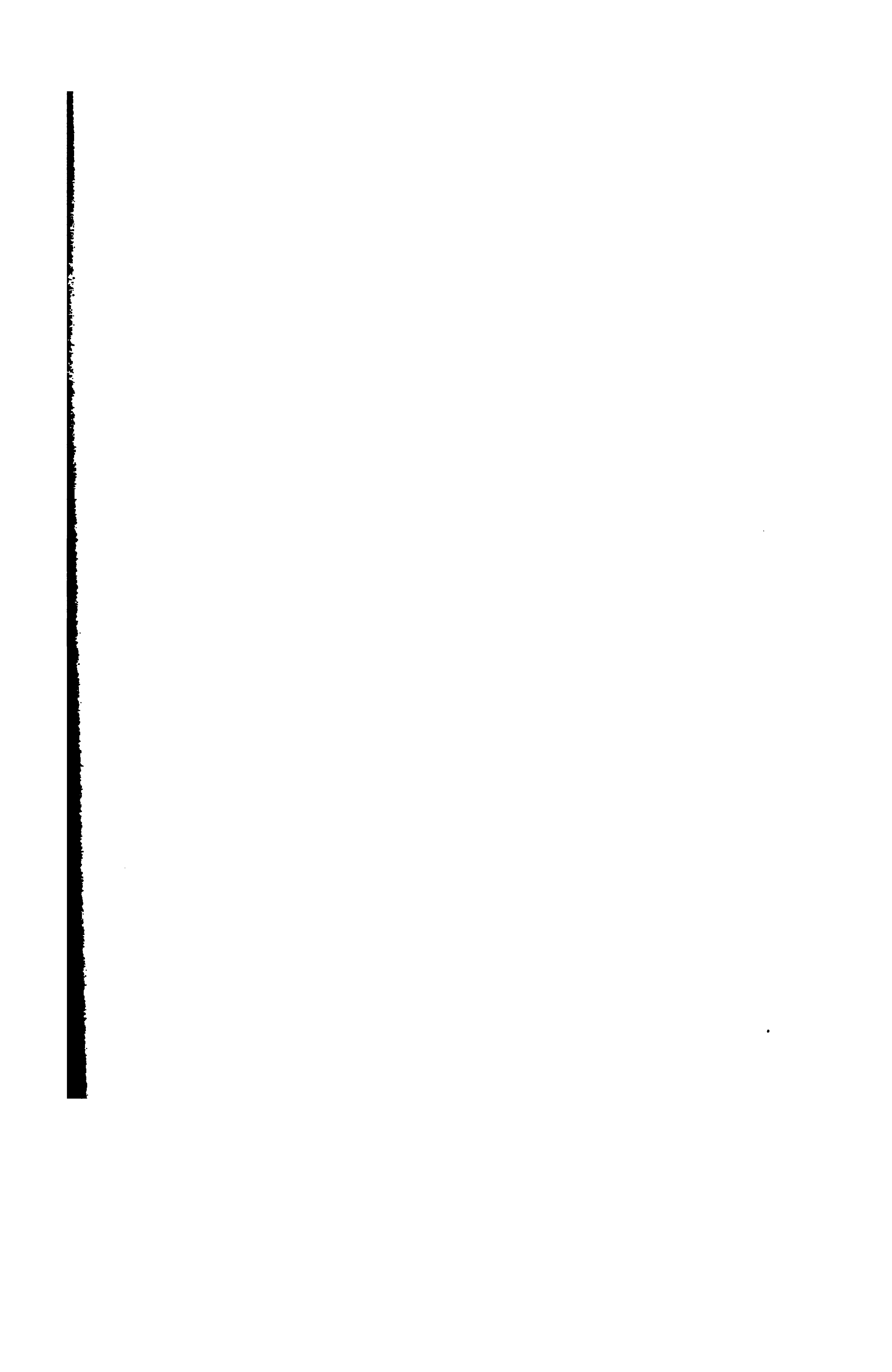

15.
18.a
17.
18.b
16.
22.
19.
24.
23.
26.
27.
25.

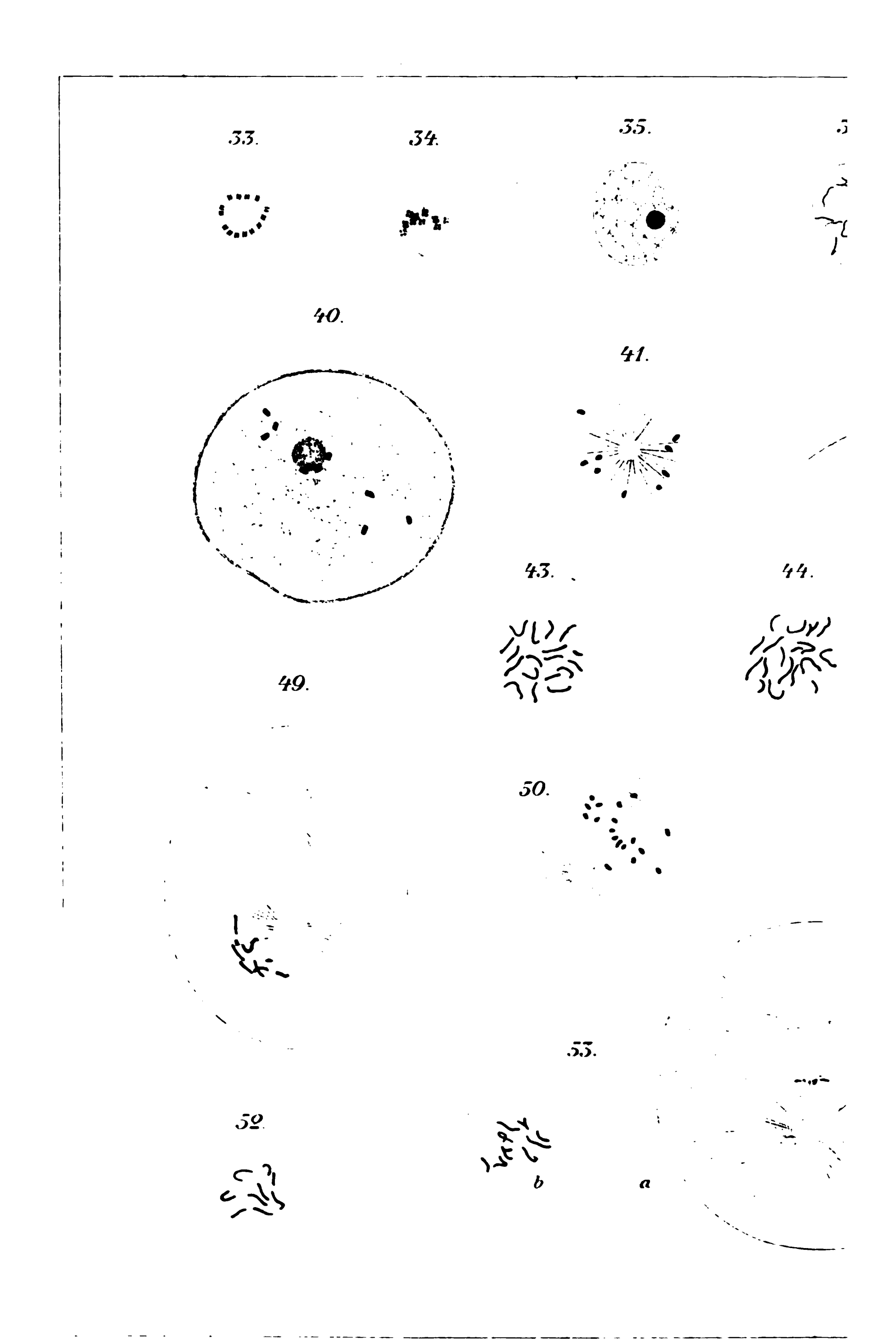
20. 21.

30. 31 32.

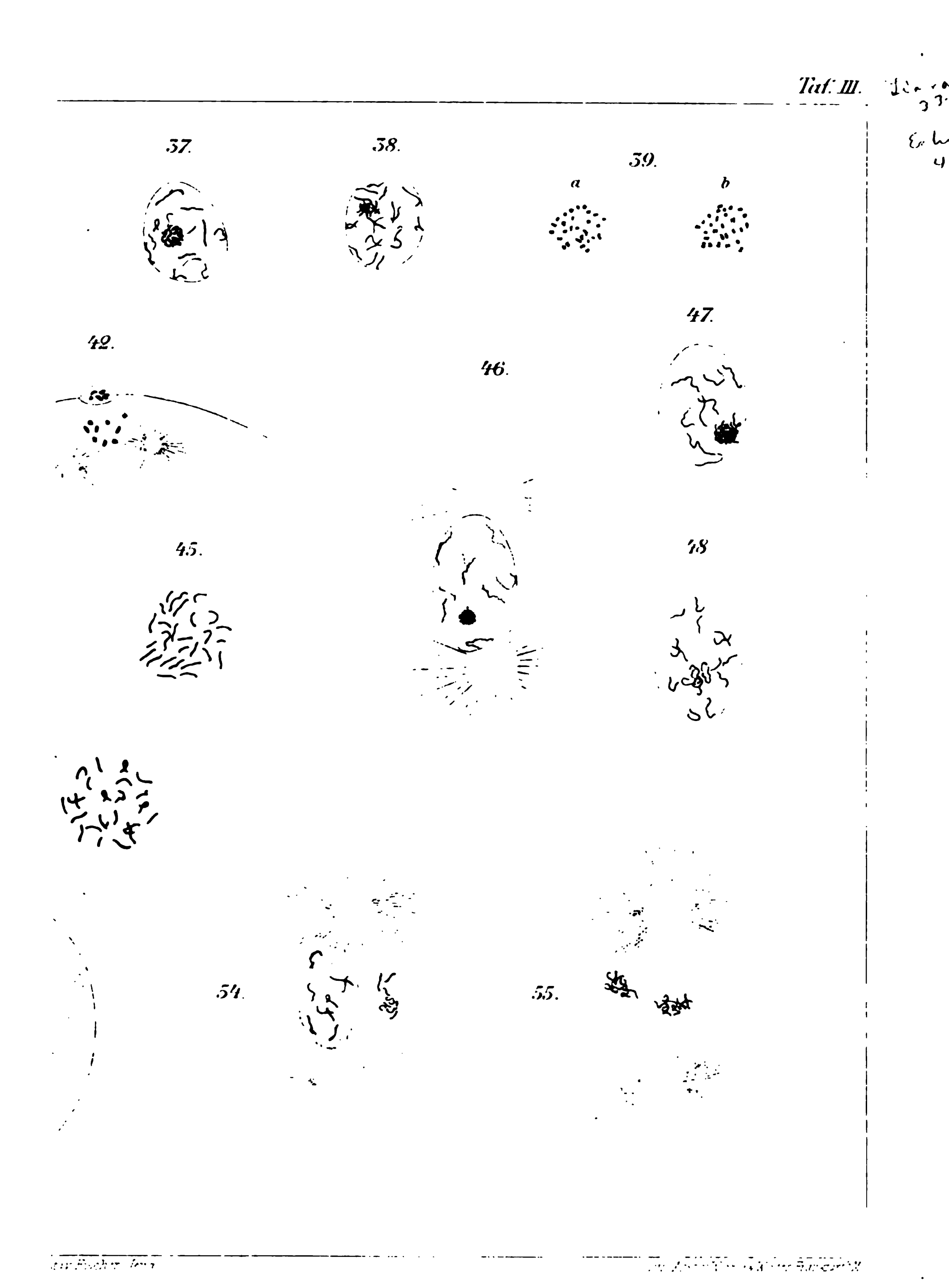
28. 29.

...cher, Jena. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.





33.
34.
35.
40.
41.
43.
44.
49.
50.
52.
53.
b
a


37.
38.
39.
a
b
42.
46.
47.
45.
48.
54.
55.

Brauer Ueber das Ei von Branchipus grubii Berlin 1892
a. d. Anhang z. d. Abh. d. K. preuss. Akad. d. Wiss. z. Berlin Jahr

Brauer, Zur Kenntnis der Spermatogenese von A. meg
Arch. f. Mik. Anat. Bd 42. 1893

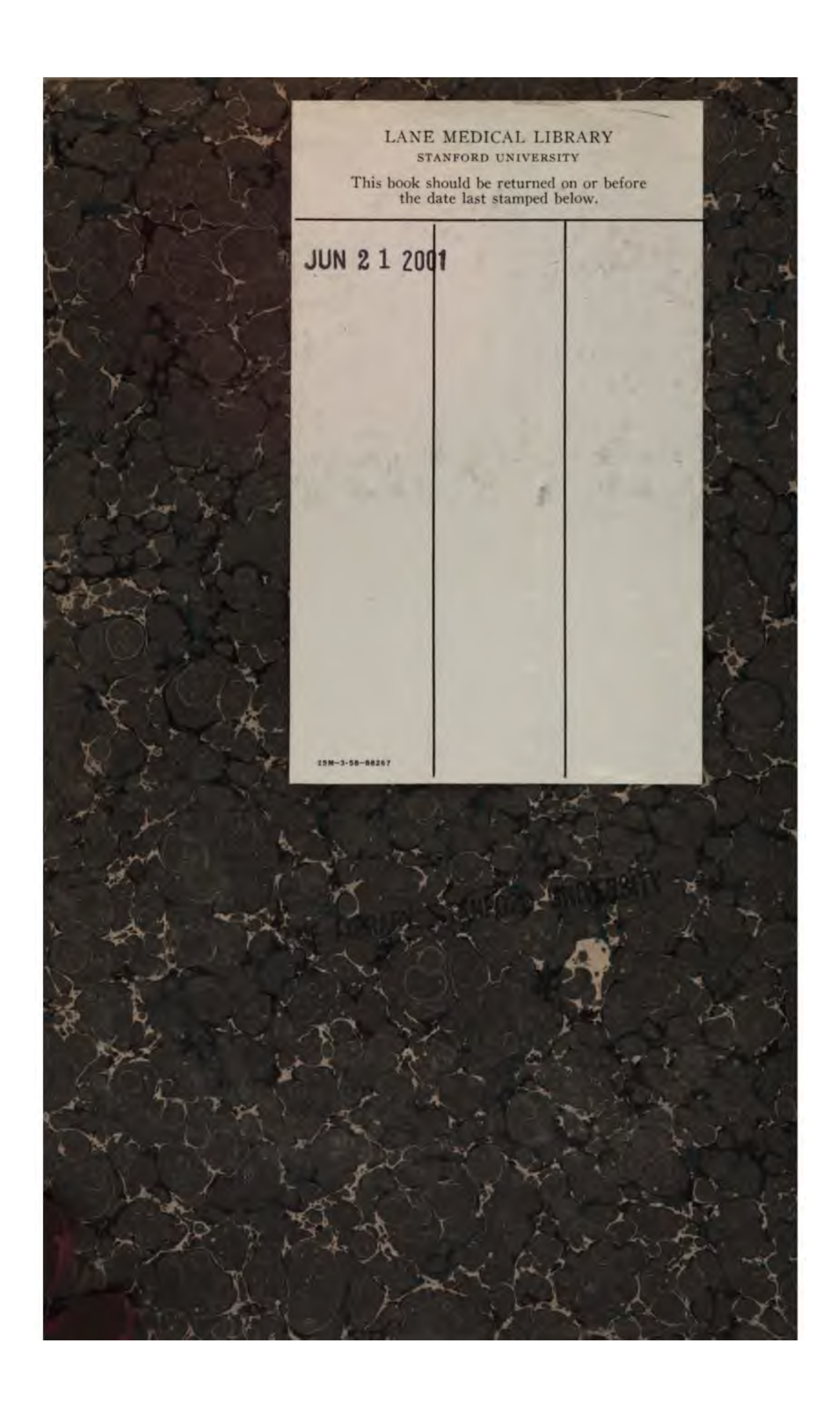
Fick. Ueber die Reifung u Befruchtung des Axolotleies. Zeitsch
wiss Zool. Bd 56. 1893

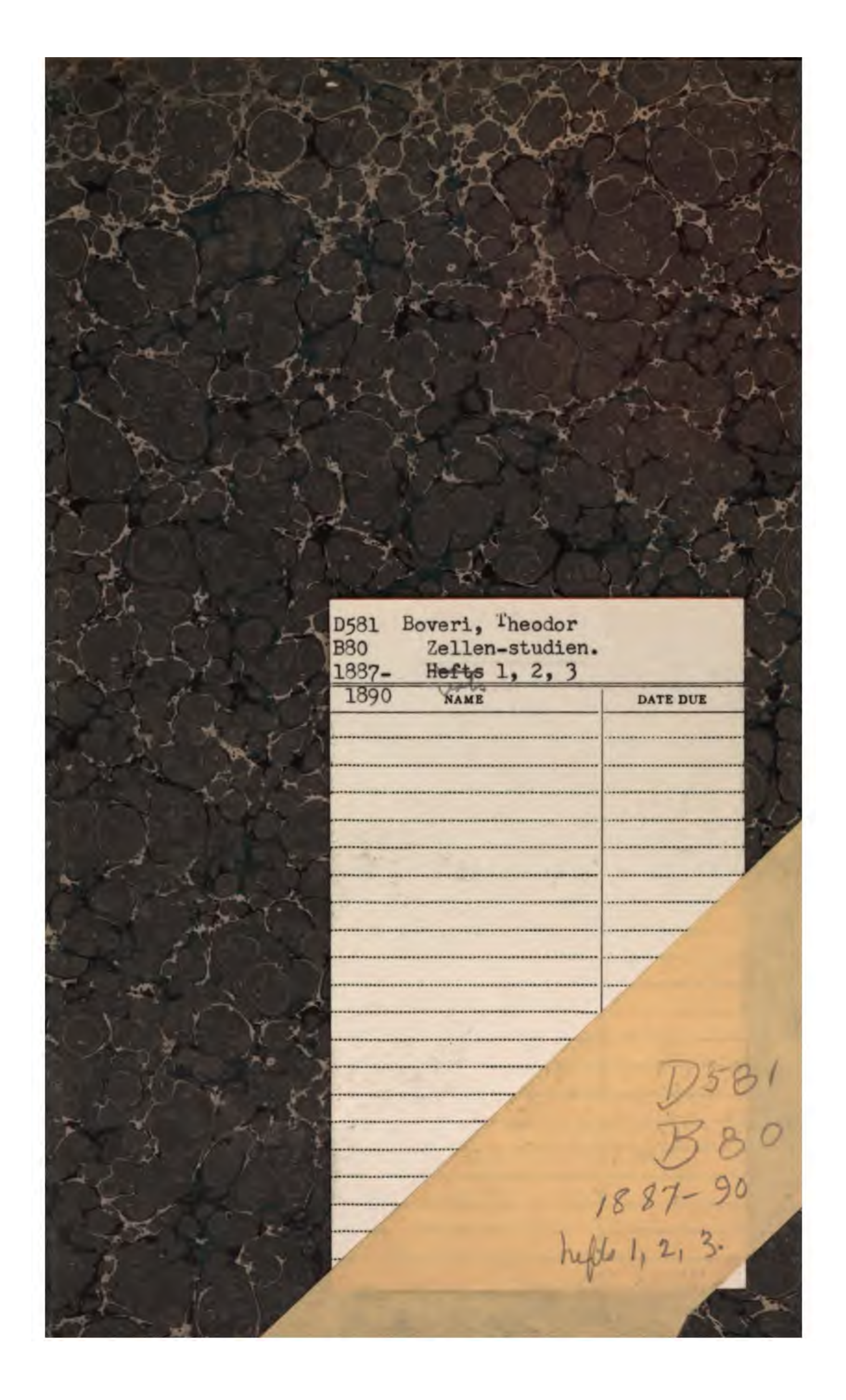
vom Rath, Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vul
Arch. f. Mik. Anat. 1892

vom Rath Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese von Salam
maculosa. Zeitsch. f. Wiss Zool. Bd 57. 1.

Lameere. Recherches sur la réduction karyogamique Bruxel

Rückert Zur Eireifung bei Copepoden Anat. Hefte 18





D581 Boveri, Theodor
B80 Zellen-studien.
1887- Hefts 1, 2, 3
1890
NAME
DATE DUE
D581
B80
1887-90
hefte 1, 2, 3.

